

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA

UNIDAD DE POSGRADO

**“ESTIMACIÓN DE COEFICIENTES DE
CONSANGUINIDAD Y SU EFECTO SOBRE
PESO AL NACIMIENTO Y PESO DE VELLÓN
EN UNA POBLACIÓN DE ALPACAS”**

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magister en Ciencia Animal

AUTOR

Jorge Luis Vilela Velarde

ASESOR

Víctor Leyva

Lima – Perú

2015

DEDICATORIA

A mis padres Luis y Elsa, mi hermano José y mi hermana Maricielo, y Tania quienes con su cariño y amor, me ayudaron a desarrollarme personal y profesionalmente

AGRADECIMIENTOS

A la empresa MICHELL S.A. por permitirme usar la información requerida para el desarrollo de esta tesis.

Al Ing. Moisés Asparrin, por su ayuda en el desarrollo de esta investigación.

Al Dr. Víctor Leyva por su apoyo y asesoría en esta investigación.

Al Dr. Juan Pablo Gutiérrez, por proporcionarme las herramientas tecnológicas y asesoría en la presente investigación.

A Ing. Tania Castro quien me acompañó y ayudó con mucho cariño y amor en el desarrollo de esta tesis.

A todo el personal del fundo Mallkini por toda su ayuda durante mi estancia.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1.PRODUCCIÓN ALPAQUERA	3
2.1.1. Peso de vellón de alpaca	4
2.1.2. Peso al nacimiento	7
2.2.CONSANGUINIDAD Y COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD	9
2.3.COEFICIENTE DE PARENTESCO	13
2.4.METODOS PARA MEDIR COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD	15
2.4.1. Por registro genealógico o análisis de pedigrí	15
2.4.2. Por uso de marcadores moleculares	18
2.5.GENERACIONES EQUIVALENTES COMPLETAS	20
2.6.INTERVALO GENERACIONAL	21
2.7.EFECTOS DE LA CONSANGUINIDAD	22
2.7.1. DEPRESION CONSANGUÍNEA	23
a) Depresión en animales domésticos	27
b) Depresión consanguínea en animales silvestres y humanos	36

2.7.2. PERDIDA DE VARIABILIDAD GENÉTICA	39
2.8. MODELO ESTADÍSTICO PARA MEDIR EL EFECTO DE LA CONSANGUINIDAD	41
3. MATERIALES Y METODOS	44
3.1. Lugar y Ubicación	44
3.2. Sistema de manejo	44
3.3. Consideraciones éticas	45
3.4. Estructura poblacional	46
3.5. Diseño experimental	46
3.6. Animales y base de datos	47
3.7. Softwares para el cálculo de coeficientes de consanguinidad	48
3.7.1. Endog	48
3.7.2. Pedigree Viewer	51
3.8. Análisis de pedigrí	52
3.8. Análisis estadístico	53
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	55
4.1. Estructura de la población y resumen de análisis estadístico de pedigrí	55
4.2. Coeficientes de consanguinidad individual	60
4.3. Tendencia anual de la consanguinidad	61
4.4. Generaciones equivalentes e intervalo generacional	63
4.5. Análisis de varianza de los modelos lineales propuestos	65
4.5.1. Para peso al nacimiento	65

4.5.2. Para peso de vellón	69
4.6. Depresión consanguínea	71
5. CONCLUSIONES	77
6. LITERATURA CITADA	78

RESUMEN

En la actualidad, información acerca de consanguinidad e intervalo generacional en alpacas, a partir de información de registro genealógico, para el monitoreo del progreso genético de programas de selección, depresión consanguínea sobre caracteres productivos o variabilidad genética para estrategias de conservación, son escasos. El objetivo de esta investigación es determinar los coeficientes de consanguinidad, el intervalo generacional y el efecto de la consanguinidad sobre peso al nacimiento y peso de vellón, en una población de alpacas. Para determinar estos parámetros, una base de datos de 12,493 individuos nacidos entre 1999 y 2012 en el fundo Mallkini del grupo MICHELL, en Puno, Perú, fue analizado y procesado con el programa Pedigree Viewer y ENDOG 4.8. Para el análisis estadístico de los resultados, se usó el paquete estadístico SAS. El coeficiente de consanguinidad promedio fue de 0.1654%, para toda la población. Solo 1.097% de las alpacas tuvieron un coeficiente de consanguinidad mayor a 0, con un valor mínimo de 1.56% y un máximo de 25%. El intervalo generacional obtenido fue de 5.938 ± 0.017 , 6.319 ± 0.034 , y 5.606 ± 0.034 para toda la población, los machos y las hembras, respectivamente. El efecto de 1% de consanguinidad resulta en -0.00418 Kg y -0.01107 Kg para peso al nacimiento y peso de vellón, con valores de $p = 0.530$ y $p = 0.002$, respectivamente. Además, se observó un incremento promedio del coeficiente de consanguinidad en la población menor a 1% por generación (0.23%). Estos resultados muestran que la consanguinidad en esta población es muy baja y el incremento de la consanguinidad es menor al 1%, lo cual es bajo. El intervalo generacional es el esperado considerando su fisiología y tiempo de vida productiva. No obstante, el efecto de la depresión consanguínea sobre peso al nacimiento no es estadísticamente significativo pero para peso de vellón si lo es. Es importante contar con mayor información genealógica para una mejor estimación de coeficientes de consanguinidad y su efecto sobre caracteres productivos en alpacas

Palabras clave: Consanguinidad, alpaca, genealogía, depresión consanguínea

ABSTRACT

Nowadays, information about inbreeding and generation intervals in alpacas from pedigree information to monitoring genetic progress of selection programs, inbreeding depression on productive traits or genetic variability for conservations strategies, are scarce. The aim of this research is to determinate inbreeding coefficients, generation intervals and the effect of inbreeding on birth weight and fleece weight in a population of alpacas. To determinate these parameters, data from 12,493 individuals born from 1999 to 2012 in Mallkinis' Farm - MICHELL Group, in Puno, Perú, were analyzed and processed with Pedigree Viewer and the program ENDOG 4.8. Stastistical analysis was made with SAS. Average inbreeding coefficients was 0.1654% for the whole population. Only 1.097% alpacas had inbreeding coefficients greater than 0, with a minimum value of 1.56 % and a maximum of 25%. Generation intervals obtained were 5.938 ± 0.017 , 6.319 ± 0.034 , and 5.606 ± 0.034 for the whole population, males and females, respectively, being differences between sexes statistically significant. Furthermore, differences were found per type and color of alpacas. The effect of 1% of inbreeding results in -0.00418 Kg and -0.01107 Kg for birth weight and fleece weight, with $p = 0.530$ and $p = 0.002$, respectively. Also, the average increase of inbreeding coefficients by generation was less 1% (0.23%). The results show that the inbreeding in this population is present in a smaller extent. Nevertheless, the effect of inbreeding depression in birth weight is no statistically significant but fleece weight it is. It is important to get more genealogical information for a better estimation of inbreeding coefficients and its effect on productive traits in alpacas.

Key words: Inbreeding, alpaca, genealogical, inbreeding depression

LISTA DE CUADROS

Cuadro 2.1. Eventos de consanguinidad moderada y cerrada, y los parientes requeridos en el pedigrí para poder detectarlos.	11
Cuadro 4.1. Resumen de registro de la población	55
Cuadro 4.2. Resumen estadístico del análisis del pedigrí en la población total de alpacas.	57
Cuadro 4.3. Individuos (N), consanguinidad promedio (F), individuos consanguíneos (N_F) y promedio de consanguinidad dentro de individuos consanguíneos (F_N) para cada generación, en %.	61
Cuadro 4.4. Número de individuos (N), Intervalo generacional en años (IG^1) y error estándar (ES) de toda la población de alpacas, por raza y color, en 4 diferentes rutas de padres e hijos.	64
Cuadro 4.5. Parámetros estimados " β ", resultado de la prueba estadística " t ", significancia de cada nivel de los efectos fijos ($p> t $) y prueba estadística " F " para cada efecto fijo del modelo propuesto para peso al nacimiento.	66

Cuadro 4.6. Parámetros estimados " β ", resultado de la prueba estadística " t ", significancia de cada nivel de los efectos fijos ($p > |t|$) y prueba estadística " F " para cada efecto fijo del modelo propuesto para peso de vellón. 69

Cuadro 4.7. Frecuencias absolutas y relativas (%) de alpacas Huacaya y Suri según rangos de consanguinidad (Fx) 71

Cuadro 4.8. Promedio y desviación estándar de cada carácter (Prom. \pm Desv. Std), coeficientes de regresión de coeficientes de consanguinidad (β), error estándar de " β " (ES) y su resultado de la prueba de significancia (p), a un intervalo de confianza de 95%, para peso al nacimiento y peso de vellón. 73

LISTA DE FIGURAS

- Figura 4.1.** Porcentaje de ancestros conocidos en todo el pedigrí hasta dos generaciones anteriores. 56
- Figura 4.2.** Diagramación del pedigrí completo, denotado por flechas rojas como la línea paterna y flechas amarillas como la línea materna, en seis generaciones máximas (G1-G6). En la sexta generación (G6) se observan solo 4 alpacas por sobre posición de generaciones. 59
- Figura 4.3.** Consanguinidad promedio anual (%) 62
- Figura 4.4.** Intervalo generacional por año. 65

1. INTRODUCCIÓN

La producción animal en el altiplano peruano está basada en la crianza de Camélidos Sudamericanos (CSA). La población Alpaquera se concentra principalmente en la Sierra con 3 685 000 cabezas. La raza Huacaya concentra el 80,5% de la distribución, seguida de la raza Suri con 12,2% y Cruzados con 7,3% estando más del 90% distribuidas en comunidades campesinas y pequeños productores (CENAGRO, 2012).

Esta crianza constituye la mayor actividad para el sustento de las familias en la región altiplánica del país. Sin embargo, el sistema de producción actual utilizado por la mayoría de productores tiene muchas deficiencias de manejo tecnificado lo que trae como consecuencia la disminución de la productividad debido a una alta tasa de mortalidad de la crías y bajo peso al nacimiento, entre otros factores.

Además, dentro de los múltiples factores que influyen en la producción en CSA, está el sistema de empadre que se utiliza, el cual, si no es adecuado, podría traer como consecuencia un incremento de los niveles de consanguinidad en la población, el cual podría generar descendencia con problemas congénitos y/o disminución de los valores genéticos que controlan los parámetros productivos (peso al nacimiento, peso al destete, peso de vellón, longitud de fibra, etc.). En la actualidad, son escasos los estudios sobre los niveles de consanguinidad individual en una población de alpacas, que nos permitan estimar la magnitud del efecto del incremento de estos índices de consanguinidad en los parámetros productivos, a fin de optar medidas correctivas respectivas.

Por esta razón, considerando la gran importancia de lograr mayor productividad sostenible en la crianza de CSA, principalmente en alpacas, por su alta calidad de fibra y demanda a nivel mundial, el estudio de los efectos de la consanguinidad sobre caracteres productivos es relevante; por consiguiente, la presente investigación estuvo dirigida a evaluar el efecto de la consanguinidad sobre el peso al nacimiento de las crías y el peso de vellón de las alpacas.

En el caso de peso al nacimiento su importancia radica en la sobrevivencia de las crías que tienen mejor peso, reduciendo la probabilidad de la mortalidad pre-destete, lo cual se traducirá posteriormente en mayor tasa de crías logradas al destete, cantidad de vellones y animales para saca.

El peso de vellón es el carácter más importante desde el punto de vista de los productores, ya que la fibra que se vende en la industria textil, está en función del peso de vellón sucio, lográndose un valor extra si este tiene diámetro de fibra menor. Por ello, un aumento en el peso de vellón sucio se traduce inmediatamente en mayores ingresos para el productor, aunque este puede estar afectado por no solamente aspectos de manejo como momento óptimo de la esquila y la esquila propiamente dicha, sino también por factores genéticos que puedan afectar de manera más duradera la producción del hato.

Considerando lo mencionado anteriormente, para el desarrollo de este estudio se tiene como objetivo principal estimar el efecto de los coeficientes de consanguinidad individual sobre el peso al nacimiento y peso de vellón de una población de alpacas. Además, como objetivos específicos se tienen los siguientes: a) Determinar los coeficientes de consanguinidad individual, b) Evaluar la tendencia de la consanguinidad en la población, c) Determinar el intervalo generacional y d) Cuantificar la depresión consanguínea que existe para peso al nacimiento y peso de vellón.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. PRODUCCIÓN ALPAQUERA

En el altiplano peruano, la crianza de los CSA es muy importante para la producción de fibra y carne, los cuales son obtenidos principalmente de la alpaca y la llama, respectivamente. Perú produce cerca del 90 % de la producción mundial de fibra de camélido. Alrededor del 95 % de la población peruana de camélidos está localizada en los andes y manejado bajo un sistema de producción extensivo caracterizado por bajos parámetros productivos y reproductivos (Cervantes *et al.*, 2009).

Esta crianza constituye la mayor actividad de sustento en zonas altoandinas en donde no es económicamente viable la crianza de vacunos u ovinos, siendo la alpaca y la llama, las especies que pueden soportar un clima bastante severo a más de 4000 metros sobre el nivel del mar (msnm), y de las cuales se obtiene ingresos por venta de fibra y/o carne.

El sistema de crianza alpaquero, que en su mayoría es tradicional o empírico, sufre de muchas deficiencias como altas tasas de mortalidad y morbilidad, la pérdida de calidad de la fibra, pérdida en uniformidad del color (animales manchados), disminución de la población y la pobre implementación de técnicas de manejo que les permitan obtener rentabilidad.

Además, la eficiencia de la crianza está en función de la disponibilidad de pasturas, agua o mano de obra que pueda pastorear a los animales, lo cual limita su correcto manejo y con ello una mejora de la cantidad y calidad de fibra, el cual es principal objetivo de su crianza. De hecho solo cerca del 20% de los animales, machos o hembras, producen fibras finas ($< 17 \mu\text{m}$) (Paredes-Peralta *et al.*, 2011; León Velarde y Guerrero, 2001).

Por supuesto que la crianza de alpacas sin un sistema de apareamiento o un plan de selección para fines de mejoramiento genético o mantener pocos animales para disminuir los costos, llevará inevitablemente a incrementar la consanguinidad en una población cerrada y posiblemente predisponga la presencia de depresión consanguínea (Li *et al.*, 2009).

2.1.1. Peso de vellón de alpaca

Más del 90% de la producción de fibra en el mundo se produce en el Perú, lo que convierte a la alpaca en el principal productor de fibra de buena calidad y juega un rol muy importante en el mantenimiento de productores de comunidades altoandinas (Gutiérrez *et al.*, 2009b).

En la actualidad la compra y venta de fibra es realizada principalmente entre acopiadores y los productores directamente, siendo estos últimos los que reciben pocos ingresos por la venta de fibra y sin muchas veces considerar el diámetro de fibra u otras cualidades y características, realizándose la venta solo en función del peso del vellón, conocido también como “venta al barrer”. El precio de la libra de fibra es bastante variable según la localidad. En algunos casos se considera el precio del vellón tomando en cuenta el diámetro de fibra, llegándose a pagar por cada libra de fibra de alpaca desde S/. 2.83 nuevos soles por fibras gruesas y hasta S/.11.55 nuevos soles por fibras extra finas. Esto ha llevado a que los productores no se preocupen en la calidad del vellón, llegando a las plantas textiles mayormente vellones con fibras gruesas (Schmid, 2006).

El peso de vellón de alpacas en la actualidad representa el principal factor de compra a los productores, con el potencial de mejorar el precio en función del diámetro de fibra del mismo. Se estima que los vellones obtenidos en las comunidades alpaqueras de Huancavelica tienen una producción promedio bianual de 4.70 lb (2.13 Kg). En crianza medianamente tecnificada es posible obtener una producción promedio anual de hasta 5.20 lb (2.35 Kg) (Quispe *et al.*, 2007).

El diámetro promedio de fibra de alpaca en el Perú, es de $23.8\ \mu\text{m}$ y $24.02\ \mu\text{m}$ para las razas Suri y Huacaya, respectivamente. Además se sabe que el diámetro de fibra es afectado por factores como raza, sexo, edad, color, año y temporada de producción (Paredes-Peralta *et al.*, 2011). Similarmente, estudios hechos en alpacas por Pérez-Cabal *et al.* (2010), encontraron que la fibra de Huacaya es más fina que la Suri, teniendo más del 52% de la fibra de Huacaya, un diámetro de fibra menor a $22.5\ \mu\text{m}$. En finura a nivel nacional, el 50% de la producción está dado por fibra gruesa mayor a 34 micrómetros (μm), el 40% por fibra de alrededor de $26.5\ \mu\text{m}$ y el 8% por fibra fina de menos de $22.5\ \mu\text{m}$. (Quispe *et al.*, 2007).

Debido a lo señalado anteriormente, es muy importante considerar el peso de vellón como objetivo de selección en un hato alpaquero, por la demanda del mercado en función de su peso y el valor de su heredabilidad, que está directamente relacionado con la ganancia o progreso genético por generación. De acuerdo a varios estudios, los valores de heredabilidad para peso de vellón en alpacas tienen valores moderados. Así, Paredes-Peralta *et al.* (2011), encontraron valores de heredabilidad principalmente entre a 0.21 ± 0.01 a 0.35 ± 0.02 . Pérez-Cabal *et al.* (2010), encontraron valores de 0.36 y 0.46 para Huacaya y Suri, respectivamente.

Además, se sabe que en alpacas, los valores de heredabilidad de caracteres relacionados a la fibra tienden a ser de bajos a moderados en ambientes altiplánicos y muy alto en condiciones fuera del altiplano, tal como es el caso de la heredabilidad de peso de vellón en Australia y Nueva Zelanda, variando entre 0.63 a 0.69 (Gutiérrez *et al.*, 2009b).

Esta falta de constancia de estimación de valores de heredabilidad y correlaciones genéticas puede ser explicada debido a que estos parámetros son estimados para una población específica y en cada población existe una diferente expresión del factor ambiental. Además de tomarse en cuenta los efectos de la selección y la consanguinidad en una población. Esto hace que sea necesario que se dispongan de parámetros genéticos estimados en una población, antes del inicio del proceso de selección y consecuentemente, antes del incremento de los valores de consanguinidad en la población (Paredes-Peralta *et al.*, 2011).

La venta de fibra de alpaca también puede estar relacionado en parte con el diámetro de la fibra, siendo lo óptimo obtener un mayor peso de vellón con un diámetro de fibra menor a $22\ \mu\text{m}$, lo cual es más requerido por la industria textil y asegura una buena calidad de fibra. Sin embargo la heredabilidad del diámetro de fibra es menor (aproximadamente 0.30) y por lo tanto la selección no debería ser tan eficiente como cuando se aplica para peso de vellón (Paredes-Peralta *et al.*, 2011). Resultados similares encontró Leon-Velarde y Guerrero (2001), en donde el peso de vellón y el diámetro de fibra tuvieron una heredabilidad de 0.38 y 0.18, respectivamente.

De acuerdo a varios estudios realizados en alpacas, existe una correlación genética baja entre peso de vellón y diámetro de fibra. Paredes-Peralta *et al.*, (2011) encontró que la correlación genética entre peso de vellón y diámetro de fibra es de 0.28 ± 0.16 y correlación fenotípica de 0.15 ± 0.07 . Asimismo, estudios hechos por Quispe *et al.*, (2007), encontraron una baja correlación entre peso de vellón y diámetro de fibra (0.13), pero cuando se toma en cuenta sexo, edad y localidad, esta correlación se reduce hasta 0.043, lo que sugiere que es necesario considerar, para fines de evaluación genética, factores fijos a las variables sexo, edad, y localización, además de otras que es necesario investigar. Estos resultados son favorables ya que se puede inferir que la selección de los mejores individuos que reúnan las características de mayor peso de vellón y menor diámetro de fibra, es posible (Paredes-Peralta *et al.*, 2011).

Está demostrado que en alpacas tanto el sexo como año de esquila muestran una influencia significativa sobre los caracteres analizados de la fibra. Sin embargo, el análisis del color de manto sugiere que los animales blancos producen cerca de 14% más fibra que los coloreados con el mismo diámetro y longitud de fibra. También se han reportado que el sexo, edad y color afectan los caracteres de fibra con una interacción significativa entre sexo y edad. Similarmente se encontró una evidencia clara del efecto de la edad y color sobre el peso de vellón y el diámetro de fibra (Paredes-Peralta *et al.*, 2011).

Contrariamente a lo señalado antes, de acuerdo con estudios en alpacas australianas no hay efecto del sexo sobre variabilidad del diámetro de fibra. Además, se ha observado que el

color del vellón tiene un efecto sobre los vellones oscuros, siendo estos últimos los que tienen mayor variabilidad para el diámetro de fibra (McGregor y Butler, 2004).

2.1.2. Peso al nacimiento

El peso al nacimiento es muy importante de considerar en la crianza de alpacas, debido principalmente a que un mayor peso permitirá una mejor probabilidad de sobrevivencia en las crías y reducción en la tasa de mortalidad, así como un mayor peso en posteriores etapas de su crecimiento, tal como se observa en corderos (Phillips y Dawson, 1937). De acuerdo a estudios hechos por Quispe *et al.* (2007) el peso promedio de nacimiento de alpacas varía entre 7.0 y 7.8 kg

Un mayor peso vivo permite una mayor área superficial corporal lo que podría dar a lugar un mayor peso de vellón a la primera esquila en alpacas. Por supuesto, existen factores que condicionan el peso al nacimiento de la cría de alpaca, los cuales se resumen a continuación.

De acuerdo con Bustinza *et al.* (1988), existen factores que afectan el peso al nacimiento y sobrevivencia de tuis, existiendo una relación entre estos dos caracteres, encontrándose valores de heredabilidad para el peso al nacimiento, estimada en 0.34 ± 0.23 , para sobrevivencia de tuis en 0.10 ± 0.17 y la correlación fenotípica entre peso al nacimiento y sobrevivencia es de 0.26. Estos valores, y el patrón de relación entre sobrevivencia y peso al nacimiento, son similares a aquellos observados comúnmente en ovinos.

De manera similar en estudios hechos en llamas y alpacas, la heredabilidad para peso al nacimiento de llamas es de 0.59 y en alpacas entre 0.32 a 0.53. La correlación genética entre peso al nacimiento y peso al destete en llamas está entre 0.55 a 0.63, los cuales son altos y positivos, lo cual podría atribuirse, según el autor, a la producción de leche de la madre, ya que se ha demostrado una correlación significativa con la tasa de crecimiento de la cría por lo que se recomienda la selección de llamas por peso al nacimiento el cual

influenciara de manera favorable el peso al destete y el peso a la primera esquila (García y Leyva, 2007).

En estudios hechos en llamas, el año de nacimiento de las crías afectó significativamente el peso vivo al nacimiento, al destete y a la primera y segunda esquila, lo que implica que el medio ambiente tiene una influencia marcada sobre el desarrollo de la biomasa corporal pre y pos parto de las llamas a través del tiempo. El factor sexo de la cría no influyó en el peso al nacimiento y al destete, pero sí afectó el peso a la primera y segunda esquila (García y Leyva, 2007). Resultados similares hechos por Varona *et al.* (1999), han sido obtenidos en terneros.

Otro factor a tomar en consideración es la edad de las madres, las cuales tienen influencia sobre el peso al nacimiento. Según estudios de García y Leyva (2007), las llamas de mayor edad y de varios partos tienen mayor espacio uterino para un mayor desarrollo del feto y mayor peso al nacimiento de la cría, además que tienen una mayor producción de leche, lo cual resulta en una mayor tasa de crecimiento de sus crías.

Estudios en otras especies, también consideran factores como tiempo de gestación y la relación con pesos en otras etapas posteriores al nacimiento. En cerdos, el peso al nacimiento y la fecha de nacimiento mostraron estar significativamente asociados con el peso a los 3 meses, así como los caracteres de peso al nacimiento y subsecuentes pesos en su etapa de crecimiento, al igual que en vacunos y ovinos (Philips y Dawson, 1937). Por lo tanto, el peso al nacimiento tiene una correlación genética positiva con pesos en otras edades posteriores al nacimiento (McNeil *et al.*, 1998).

De acuerdo con estudios hechos en vacunos realizados por Burris y Blunn (1952), existe una correlación aproximada de 0.55 entre peso al nacimiento y periodo de gestación en vacunos de carne Hereford, Angus y Shorthorn. También se encontró diferencia significativa entre el peso al nacimiento de terneros de diferente sexo. La edad de la madre tuvo una influencia sobre el peso al nacimiento del ternero, siendo las madres jóvenes quienes producen terneros con mayor peso. También se toma en cuenta la habilidad materna

para la sobrevivencia del ternero. La heredabilidad para peso al nacimiento de estos terneros de carne esta en 22%.

De acuerdo con García y Leyva, (2007); McNeil *et al.*, 1998; Bustinza *et al.* (1988); y Burris y Blunn (1952), el peso al nacimiento es un carácter que toma bastante importancia y está determinado por diferentes factores como el sexo en muchas especies, edad de la madre y días de gestación y está muy relacionado con pesos posteriores durante la etapa de crecimiento, siendo esto muy importante desde el punto de vista productivo y de salud. No existe información que indique que el color del vellón de alpacas afecte el peso al nacimiento. Tampoco el tipo de parto ya que los camélidos solo tienen una cría por parto.

2.2. CONSANGUINIDAD Y COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD

La consanguinidad es una medida de diversidad genética y se define consanguinidad como emparentamiento entre individuos con uno o más ancestros comunes conocidos o emparentados. En especies diploides, los individuos consanguíneos llevarán dos copias del mismo alelo que son idénticos por descendencia, a través de la replicación del ADN (Carrillo y Siewerdt, 2010; Márquez *et al.*, 2010; Akhtar *et al.* 2000).

Más específicamente, se define consanguinidad cerrada o cercana a un emparentamiento entre hermanos enteros o entre padres e hijos, resultando en una progenie con un coeficiente de consanguinidad de 0.25, y consanguinidad moderada o lejana, como el emparentamiento de medios hermanos, tío y sobrina, tía y sobrino, abuelo y nieta o primos cercanos, resultando en una progenie con coeficientes de consanguinidad aproximado de 0.125 (Cuadro 2.1) (Márquez *et al.*, 2010; Marshall *et al.*, 2002).

La consanguinidad acompañada con la selección puede ser usada para el mejoramiento genético de animales de granja. Sin embargo, varios estudios en plantas y animales, demuestran que la consanguinidad está usualmente asociada con la aparición de defectos genéticos y sobre todo en la disminución del vigor o rendimiento animal conocido también como depresión consanguínea. Esta disminución en el vigor es debida a la manifestación de

genes recesivos perjudiciales a través del incremento de la homocigosis (Keller *et al.*, 2011; Akhtar *et al.*, 2000; Dale *et al.*, 1993).

El coeficiente de consanguinidad es la probabilidad de que dos alelos en un mismo locus sean idénticos por descendencia (Calboli *et al.*, 2008; Simm, 1998; Falconer y Mackay, 1996). Esta probabilidad se refiere a un solo individuo y expresa el grado de parentesco entre sus padres. Se denota el coeficiente de consanguinidad como F de Sewel Wright, el cual se obtiene mediante la siguiente fórmula (Spike, 2009):

$$F_z = \frac{1}{2} \left\{ \sum [(1/2)^n (1 + F_A)] \right\}$$

Siendo:

F_z = Coeficiente de consanguinidad del individuo z

Σ = La sumatoria de las contribuciones de todas las rutas que deberían ser sumadas

n = Numero de segregaciones en una ruta que causa un parentesco entre el padre y la madre de Z.

F_A = Coeficiente de consanguinidad del ancestro común de cada ruta de parentesco.

Como se puede apreciar, el coeficiente de consanguinidad de una cría es un medio de la relación del numerador aditivo entre sus padres, por lo tanto, el numerador promedio de parentesco entre candidatos padres son útiles para predecir consanguinidad futura, también conocido como coeficiente de coancestría (Márquez *et al.*, 2010).

Cuadro 2.1. Eventos de consanguinidad moderada y cerrada, y los parientes requeridos en el pedigrí para poder detectarlos

Tipo de consanguinidad	Paterno	Materno	Coefficiente de consanguinidad de la cría	Pariente(s) del padre necesario para detectar el evento de consanguinidad	Pariente(s) de la madre necesario para detectar el evento de consanguinidad
Cercana	Padre	Hija	0.25	-	Padre
	Hijo	Madre	0.25	Madre	-
	Hermano completo	Hermana completa	0.25	Ambos padres	Ambos padres
Moderada	Medio hermano paternal	Media hermana paternal	0.125	Padre	Padre
	medio hermano maternal	media hermana maternal	0.125	Madre	Madre
	Nieto	Abuela paternal	0.125	Abuela paternal	-
	Nieto	Abuela maternal	0.125	Abuela maternal	-
	Abuelo paternal	Nieta	0.125	-	Abuelo paternal
	Abuelo maternal	Nieta	0.125	-	Abuelo maternal
	Tío paternal completo	Sobrina entera	0.125	Ambos padres	Abuelos paternos
	Tío maternal completo	Sobrina entera	0.125	Ambos padres	Abuelos maternos
	Sobrino entero	Tía paternal completa	0.125	Abuelos paternos	Ambos padres
	Sobrino entero	Tía maternal completa	0.125	Abuelos maternos	Ambos padres
	Primos hermanos	Primos hermanos	0.125	Todos los abuelos	Todos los abuelos

Fuente: Marshall et al. 2002

En recientes años, la intensidad de selección, un factor contribuyente al nivel de consanguinidad, se ha intensificado en línea con el progreso en tecnología reproductiva, tales como transferencia embrionaria y fertilización *in vitro*, las cuales usan pocos padres que proveen a la siguiente generación. La posibilidad de co-seleccionar animales emparentados es también mejorado a través de métodos estadísticos empleados por criadores de animales, tal como modelo BLUP (McParland *et al.*, 2007)

En programas de mejoramiento genético, el coeficiente de consanguinidad y la tasa de consanguinidad anual deberían ser monitoreados debido a su impacto en la producción y en la estimación de parámetros genéticos. Además, la tasa de incremento de consanguinidad es un indicador de cómo muchos años un rebaño puede ser mantenido antes de que alcance un nivel crítico de consanguinidad (Alsheikh, 2005).

Es recomendable conocer la tasa de consanguinidad de una población antes de escoger un programa de mejoramiento genético. Esto requiere de un método para predecir tasas de consanguinidad en la población que puede hacerse mediante el uso del BLUP, lo cual no es muy común (Bijma y Woolliams, 2000b).

Se encontró que en aves silvestres y mamíferos, la consanguinidad cerrada o cercana, generalmente ocurre a una frecuencia de 0 a 6% con más de 50% de publicaciones mostrando una frecuencia menor al 2%. Además se sugiere que algunos pequeños mamíferos pueden tolerar muy altos niveles de consanguinidad cerrada, por lo que se puede concluir que mientras la consanguinidad cerrada puede ser rara en la mayoría de aves y mamíferos, una frecuencia relativamente alta de consanguinidad cerrada puede ocurrir si hay una falta de empadre alternativo o un alto costo de dispersión (Marshall *et al.*, 2002).

Estudios hechos por Keller (1998), reportaron que 51 de 671 parejas (7.6%) de una población isleña de loros cantantes estaba cercanamente o moderadamente emparentados mientras que en perros de pradera cola negra se reportó que 36 de 770 empadres (4.7%) provenían de parejas cercanas o moderadamente emparentadas. En ambas especies, es

probable que la real tasa de consanguinidad sea más alta, debido a que los registros genealógicos están incompletos (Marshall *et al.*, 2002).

En humanos, una categoría de consanguinidad moderada, unión tío-nieta, toma en cuenta para 21% de matrimonios hindúes y 10.2% de matrimonios cristianos en la región de Karnataka del sur de India, e incluso entre musulmanes en Karnataka, para quienes los matrimonios tío-nieta están prohibidos por el Korán, 3.7% de los matrimonios son de este tipo (Marshall *et al.*, 2002)

La causa de alta consanguinidad promedio puede ser ampliamente atribuida a tamaño de población pequeña más que a la práctica de emparentamiento consanguíneo (Calboli *et al.*, 2008). Estudios hechos en terneros demuestran que se requiere niveles mayores de consanguinidad, alrededor de 19%, para anular la ganancia genética de la selección (Carrillo y Siewerdt, 2010). Sin embargo, según estudios realizados en ovejas francesas, por Danchin-Burge *et al.* (2010), se consideran animales con valores de consanguinidad mayores a 6.25%, como altamente consanguíneos.

La consanguinidad ha mostrado tener en la actualidad cierta ventaja en el estudio como modelo animal de humanos, para el estudio de ciertas enfermedades. Por ejemplo, se ha estudiado a perros de raza pura usados como modelos para desordenes mendelianos humanos, tales como Narcolepsia, cáncer de riñón, enfermedad intersticial del pulmón, enfermedad de Addison o el quiste dermoide en perros Ridgeback Rodhesian (Calboli *et al.*, 2008).

2.3. COEFICIENTE DE PARENTESCO

Algunos criadores recomiendan el uso de algunos animales basados en su relación o parentesco con otro animal famoso dentro de la raza. Entonces, el coeficiente de parentesco mide la cercanía entre dos animales los cuales comparten uno o más ancestros. El coeficiente de parentesco estima la proporción de alelos que se espera sean comunes en dos individuos debido a ancestros comunes (Spike, 2009).

Para su cálculo se utiliza la siguiente fórmula:

$$R_{XY} = \frac{\sum[(1/2)^n(1 + F_A)]}{\sqrt{(1 + F_X)(1 + F_Y)}}$$

Donde:

R_{XY} = El parentesco entre X e Y

Σ = La sumatoria de las contribuciones de todas las rutas que deberían ser sumadas

n = Numero de segregaciones en una ruta por la cual los animales X e Y están relacionados

F_A = coeficiente de consanguinidad del ancestro común de cada ruta de parentesco

F_X = Coeficiente de consanguinidad del animal X

F_Y = Coeficiente de consanguinidad del animal Y

También, el parentesco promedio puede ser usado para predecir la consanguinidad promedio en generaciones subsecuentes debido a que los coeficientes de consanguinidad de las crías es la mitad del parentesco aditivo entre padres, tomando en cuenta que los coeficientes de consanguinidad de los progenitores es igual a cero, como se observa en la formula antes mencionada (Márquez *et al.*, 2010).

El coeficiente de parentesco promedio de un fundador significa su contribución genética a la población (Cervantes *et al.*, 2008). Tomando en cuenta este aspecto, Li *et al.* (2009) encontraron en ovinos, que una mayor intensidad de selección en carneros que en ovejas puede ser responsable para un mayor coeficiente de parentesco promedio entre carneros que entre ovejas.

En poblaciones seleccionadas, las familias superiores, las cuales tienen un coeficiente de parentesco mayor a cero, contribuyen con más hijos a la siguiente generación que las familias promedio. Esto incrementa la tasa de consanguinidad de una población seleccionada comparada con la población no seleccionada. La predicción de las tasas de consanguinidad en poblaciones seleccionadas es difícil, debido a que las decisiones de

selección están correlacionadas por las generaciones debido a la herencia de la ventaja selectiva (Bijma *et al.*, 2000a).

2.4. METODOS PARA MEDIR EL COEFICIENTE DE CONSANGUINIDAD

2.4.1. Por registro genealógico o análisis del pedigrí

En explotaciones intensivas es de vital importancia el uso de registros genealógicos no solo para certificar la pureza racial de un animal, sino también porque nos permite analizar la estructura de la población (Calboli *et al.*, 2008), estimar parámetros genéticos, coeficientes de consanguinidad y los cambios genéticos que ocurren en el tiempo mediante la estimación del mérito genético de cada individuo, claro está, dependiendo de la calidad y confiabilidad del registro genealógico o pedigrí que se tenga disponible.

El estudio de la estructura de la población por el análisis de pedigrí es útil para identificar circunstancias importantes que afectan la historia genética de una población. El uso intensivo de un pequeño número de animales de individuos superiores, puede reducir la diversidad genética de las poblaciones por efecto de la consanguinidad. Uno de los más importantes efectos resultado de una diversidad genética reducida es la depresión consanguínea, la cual compromete el rendimiento de los animales domésticos (Santana *et al.*, 2012).

Desafortunadamente los pedigrís o árboles genealógicos no están usualmente disponibles para los individuos dentro de una población así que la consanguinidad no puede ser medida directamente. La consanguinidad obtenida de base de datos genotípica es conceptualmente diferente de consanguinidad medida de pedigrís. La consanguinidad promedio medida de frecuencias genotípicas es independiente del pedigrí de un individuo, mientras que la consanguinidad de pedigrís es independiente del genotipo de un individuo (Curie-Cohen, 1982).

Ha habido numerosos estudios sobre análisis de pedigrí de especies domésticas, incluyendo vacunos, ovinos, cerdos, perros y caballos así como en otras especies silvestres como el zorro azul (Li *et al.*, 2009). El coeficiente de consanguinidad individual principalmente depende del pedigrí. Sin duda el pedigrí da la probabilidad de autocigosidad en un locus, el cual es independiente de ese otro locus en el mismo individuo (Bierne *et al.*, 2000).

La completitud del pedigrí, profundidad y errores están entre los factores conocidos que influyen la estimación de los efectos de la consanguinidad. Existe una correlación alta y muy significativa entre el coeficiente de consanguinidad basado en todo el pedigrí y el coeficiente basado en solo 5 generaciones (Curik *et al.*, 2003), lo cual implica que 5 generaciones rastreables, y mejor aún si están completas, bastarían para poder obtener coeficientes de consanguinidad significativos.

Tomando en cuenta ésto, en otro estudio realizado por Pérez-Cabal *et al.* (2010), los coeficientes de consanguinidad no fueron tomados en cuenta en una investigación debido a que el pedigrí involucró solo 3 generaciones rastreables y los coeficientes de consanguinidad fueron por lo tanto no significativos (Pérez-Cabal *et al.*, 2010). Caso aparte, fue el estudio de Márquez *et al.* (2010) en donde la profundidad y completitud del pedigrí fueron investigados identificando el porcentaje de animales con al menos 3 generaciones de ancestros conocidos para la obtención de resultados confiables (Márquez *et al.*, 2010).

Estudios previos mostraron que la completitud del pedigrí tiene un efecto sobre el estimado para coeficientes de consanguinidad en una raza. Una amplia fracción de padres perdidos en un pedigrí puede causar seria sub estimación del nivel de consanguinidad y los efectos de la depresión consanguínea pueden estar erróneos debido a que los efectos ambientales pueden ser confundidos con los efectos de consanguinidad obtenidos por el pedigrí (Fernández *et al.*, 2002; Sánchez *et al.*, 1999). El incremento de la calidad de pedigrí es debido a la práctica de registros completos, un sistema de procesamiento de datos computarizado y distribución extensiva de animales empadronados con buen registro de pedigrí, particularmente durante los últimos años (Li *et al.*, 2009).

Estudios hechos en el pedigrí de Angus rojo, mostraron que la estimación de coeficientes de consanguinidad usando pedigrí incompleto versus un pedigrí más completo no es muy diferente, asumiendo que la simulación de padres perdidos es similar al pedigrí real. Para este caso, pueden registrarse errores de registro en pedigrí resultado de error humano o de otras fuentes los cuales no deberían esperar tener un mayor efecto en los resultados (Márquez *et al.*, 2010).

Existen métodos que tratan de resolver el problema de pedigrís incompletos, basados en una matriz parental incierta que considera corrección probabilística de ancestros desconocidos. Este método ha sido muy usado en caballos Trakehner, pero no se encontraron mayores diferencias aplicado a la genealogía con ancestros perdidos. Adicionalmente, operaciones para recuperar la consanguinidad causada por pedigrís incompletos han sido desarrollados, en la cual los animales con padres perdidos tienen consanguinidad igual al promedio de coeficiente de consanguinidad para animales con padres conocidos nacidos durante el mismo año. Recientemente, se ha propuesto un algoritmo recursivo para reducir el tiempo de computación del método anteriormente mencionado. Este procedimiento trabaja bien solamente cuando la información perdida de la madre era de no más de 10 a 20%. Por lo tanto tales técnicas no deberían de ser una ventaja en casos de poblaciones abiertas pero si en pedigrís cerrados con algún registro eficiente de genealogía (Cervantes *et al.*, 2008).

Los coeficientes de consanguinidad deben ser interpretados como un resultado de la coancestría entre los individuos empadrados en la generación previa. Por lo tanto, es bien conocido que la consanguinidad aparece una generación después de la coancestría, este retraso es particularmente importante cuando los pedigrís son escasos. En tal caso, la computación de tasas de consanguinidad deben considerar que la consanguinidad es demorada una generación con respecto a la coancestría de los padres (Gutiérrez *et al.*, 2009a).

En estudios hechos en vacunos de carne españoles el coeficiente de consanguinidad en animales consanguíneos disminuye mientras que el porcentaje de animales consanguíneos y la consanguinidad en toda la población se incrementa. Esto es debido a que la oportunidad de encontrar ancestros comunes se incrementa a lo largo del pedigrí, pero estos ancestros son encontrados en generaciones más distantes (Gutiérrez *et al.*, 2003).

Es entonces claro que el correcto registro del pedigrí de los individuos de una población permitirá el establecimiento de un criterio óptimo para escoger y empadran los animales criados, gracias al análisis más profundo y estructurado de la variabilidad genética y su uso en planes de mejoramiento genético. Sin embargo, hay que tomar en cuenta la confiabilidad y grado de completitud del pedigrí, para obtener coeficientes de consanguinidad significativos que permitan una mejor interpretación de los efectos que estos puedan tener sobre caracteres productivos (Gutiérrez *et al.*, 2003).

2.4.2. Por uso de marcadores moleculares

En poblaciones en cautiverio, la consanguinidad es a menudo estimada basada en la información de pedigrí. Los coeficientes de consanguinidad pueden ser muy precisos por el número de generaciones conocidas y la correcta identificación de cada individuo, pero el coeficiente de consanguinidad y parentesco de los animales fundadores en la primera generación, se asume como cero, ya que no se cuenta con información de sus antecesores.

Debido a que los pedigrís no son típicamente disponibles en poblaciones silvestres, los estimados de consanguinidad pueden ser calculados alternativamente mediante marcadores moleculares como alozimas, y más recientemente microsatélites (Kim *et al.*, 2007; Halverson *et al.*, 2006), lo cual permitiría solucionar uno de los principales problemas, que es el cálculo de coeficientes de consanguinidad y posteriormente de la depresión consanguínea que puede ocurrir en una población.

Estudios de estimación de coeficientes de consanguinidad han sido realizados en especies silvestres como ciervos rojos, Oryx árabe, ovinos Soay (Marshall *et al.*, 2002), lobos

(Liberg *et al.*, 2005), salamandras (Williams *et al.*, 2008), lagartos (Richard *et al.*, 2009), delfines (Frère *et al.*, 2010), ratas australianas (*Rattus villosissimus*) (Lacy y Horner, 1996) e incluso invertebrados marinos (Addison y Hart, 2005).

Los marcadores moleculares permiten estimar la heterocigosidad promedio como un aproximado de la consanguinidad, para estimar la consanguinidad y la depresión consanguínea. Usando los mismos principios de genética poblacional para estimar parentesco, el coeficiente de consanguinidad de un individuo puede ser estimado de sus frecuencias alélicas y genotípicas mediante un conjunto de marcadores moleculares de varios loci (Brekke *et al.*, 2010).

Sin embargo, aunque el uso de marcadores moleculares permite obtener coeficientes de consanguinidad en una población, no siempre es el método más confiable para obtener dichos valores, pudiendo incluso tener menor precisión que el método de estimación mediante análisis de una buena información del pedigrí.

En un estudio realizado en codornices, se encontró que la consanguinidad calculada del pedigrí estuvo más cercanamente relacionada a la proporción de alelos que fueron idénticos por descendencia que aquel obtenido de información de marcadores microsatélites (Kim *et al.*, 2007).

Se cree que los microsatélites sin genotipificado multigeneracional tienden a sobrestimar la heterocigosidad, proporcionando un valor más bajo que el verdadero coeficiente de consanguinidad estimado. Por lo tanto, la heterocigosidad de marcadores microsatélite, puede subestimar la consanguinidad, aunque una pobre información de pedigrí con vacíos y falsos parientes, puede no ser una buena medida de la autocigosidad. Sin embargo, otros autores argumentan que baja calidad de pedigrís son aun mejores indicadores de autocigosidad que el análisis con microsatélites (Kim *et al.*, 2007).

Además, con la ayuda del conocimiento del análisis molecular por marcadores de ADN y citogenética, análisis genealógico y análisis de caracteres de rendimiento, el desarrollo de

programas de mejoramiento y conservación viable de razas de poblaciones *in situ* o *ex situ* y crio bancos de germoplasma, puede ser considerados (Li *et al.*, 2009; Luis *et al.*, 2007).

2.5. GENERACIONES EQUIVALENTES COMPLETAS

Para poder analizar el pedigrí de una población, es muy importante considerar el grado de completitud que este tiene, ya que la inexistencia de suficiente información de ancestros, puede traer como consecuencia, una errónea interpretación de resultados y esto puede llevar a obtener conclusiones equivocadas o incompletas. Para ello se usa un concepto conocido como generaciones equivalentes completas el cual se obtiene en función del pedigrí de cada individuo y se obtiene mediante la suma de todos los ancestros conocidos, con el termino $(1/2)^n$, donde n es el numero de generaciones que separan al individuo de cada ancestro conocido (Cervantes *et al.*, 2008; Valera *et al.*, 2005).

Entonces el número de generaciones equivalentes para un individuo t_i es:

$$t_i = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

Donde n es el rango de generaciones de un determinado ancestro (1= padres, 2= abuelos y así sucesivamente) y la sumatoria computada en todos los ancestros conocidos de i (Danchin-Burge *et al.*, 2010; McParland *et al.*, 2007).

En estudios hechos en animales de granja los individuos con menos de dos generaciones discretas son eliminados de las muestras usadas para ajustar una población de referencia dado su insuficiente profundidad de pedigrí para obtener un coeficiente de consanguinidad no nulo (Gutiérrez *et al.*, 2009a).

En el caso de los valores de incremento de consanguinidad individual, son dependientes de la profundidad del pedigrí y se recomienda aproximadamente 5 generaciones equivalentes para el análisis del pedigrí. Por lo tanto, es decisión de cada uno, esperar un poco más de generaciones o buscar más información de la genealogía de cada animal para usar

apropiadamente este parámetro. Por ejemplo, los caballos tienen un intervalo generacional entre 10 y 12 años, y un cálculo en 4 generaciones conocidas tomaría 40 años para la estimación del progreso genético (Gutiérrez *et al.*, 2009a).

Las generaciones equivalentes completas han sido ampliamente usadas para caracterizar la profundidad real del pedigrí y en poblaciones simuladas (Gutiérrez *et al.*, 2008; Goyache *et al.*, 2003). Sin embargo, es posible encontrar valores de generaciones equivalentes bajos debido a la poca cantidad de animales registrados en la genealogía (Danchin-Burge *et al.* 2010).

2.6. INTERVALO GENERACIONAL

El intervalo generacional se define como la edad promedio de los padres cuando nacen sus hijos (Gutiérrez y Goyache, 2005).

El intervalo generacional se calcula mediante la siguiente formula a través de 4 rutas: padre – hijo (l_{ph}), madre – hijo (l_{mh}), padre – hija (l_{phi}) y madre – hija (l_{mhi}). El intervalo generacional promedio se obtiene mediante: (Li *et al.*, 2009)

$$l = \frac{l_{ph} + l_{mh} + l_{phi} + l_{mhi}}{4}$$

El uso del intervalo generacional resulta muy importante en la estimación del progreso o ganancia genética anual, siendo esta última mayor, conforme se disminuye el intervalo generacional en una población (Vilela, 2014; Santana *et al.*, 2012). Hasta el momento solo se ha encontrado un estudio del intervalo generacional en alpacas, en donde se observó un intervalo generacional de 6.2 años para las crías nacidas y de 4.7 años para los animales seleccionados (Morante *et al.*, 2009).

2.7. EFECTOS DE LA CONSANGUINIDAD

La consanguinidad ha sido por mucho considerada una herramienta importante a ser usada en el desarrollo de hatos con núcleos genéticos con alta prepotencia para resaltar y por lo tanto hacen posible la eliminación de defectos genéticos ocultos y el incremento de la frecuencia de genes deseables en la población. Desafortunadamente, el proceso incrementa la homocigosidad para cualquier gen que esté presente, incluyendo los menos deseables, lo que trae como consecuencia que el mérito genético se reduce en algunos caracteres. Por lo tanto, la habilidad para usar la consanguinidad en forma efectiva que permita mejorar el mérito en animales domésticos, depende mucho de la oportunidad de uno para seleccionar dentro de la población consanguínea. La oportunidad para seleccionar, en cambio, depende críticamente de la tasa de reproducción de la población. En una población que está siendo mantenida a un tamaño constante, una disminución en la tasa de reproducción reduce no solamente la habilidad para seleccionar eficazmente sino también el valor total de la producción (Panetto *et al.*, 2010; Gómez *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2007; Ercanbrack y Knight, 1991).

En el largo plazo, la consanguinidad representa una importante desviación de la panmixia y tiene efectos importantes que pueden afectar fuertemente cantidades de biodiversidad. Primero la alta homocigosidad reduce el tamaño efectivo de la población (N_e). Segundo, reduce la frecuencia efectiva de recombinación en todo el genoma y finalmente incrementa la separación entre individuos y poblaciones (Charlesworth, 2003).

Los efectos negativos de la consanguinidad puede ser resumido entonces como: Depresión consanguínea, pérdida de la variabilidad genética y aumento en la frecuencia de genes recesivos detrimentales en estado de homocigosis (König, *et al.*, 2010)

A continuación se describirán diferentes casos de efectos de la consanguinidad en animales domésticos y silvestres, siendo la depresión consanguínea el principal efecto sobre la productividad y el que tiene mayor relevancia en la presente investigación.

2.7.1. Depresión consanguínea

La práctica de consanguinidad resulta en depresión consanguínea, la cual es descrita como una reducción en el rendimiento fenotípico de animales consanguíneos, particularmente en caracteres reproductivos, de rendimiento, crecimiento y sobrevivencia reduciendo la rentabilidad pecuaria. La depresión consanguínea es también una seria preocupación en los programas de selección, en el mantenimiento de especies en peligro y en la protección del cuidado humano (McParland *et al.*, 2008; Norberg y Sorensen, 2007; Muasya *et al.*, 2006; Falconer y Mackay, 1996; Gilbert *et al.*, 1988).

La depresión consanguínea es una combinación de dos causas a nivel de locus. La primera causa es la reducción de la cantidad de heterocigosis, lo cual directamente afecta la habilidad para explotar los efectos genéticos directos de la dominancia genética. La segunda causa es la consecuencia negativa de homocigosidad en algún loci, ya que la falta de un alelo podría tener consecuencias desfavorables si ese alelo codifica la síntesis de una enzima que juega un rol crítico en una ruta bioquímica que afecta el fenotipo, ya sea este productivo, reproductivo o de salud (Carrillo y Siewerdt, 2010; Davis y Simmen, 2010; Gómez *et al.*, 2009).

Es probable que la primera causa sea usualmente más importante debido a la acumulación de muchas pequeñas pérdidas que tienen un impacto inmediato en el fenotipo debido a la falta de heterocigosidad. La última causa tendrá un impacto inmediato si se presenta a través de la letalidad o supresión completa de reproducción o si es solamente expresado en grandes niveles de consanguinidad, como un total de efectos acumulativos expresados como interacciones epistáticas, por lo tanto, puede esperarse que estos efectos deberían ser menos frecuentes a niveles de consanguinidad reducidos. Se ha sugerido que los efectos de la sobredominancia epistática compleja puedan ser perdidos debido a la depresión consanguínea, mas como una pérdida en el aprovechamiento de la heterosis que en la expresión de alelos que son desfavorables al rendimiento o producción (Carrillo y Siewerdt, 2010; Brown *et al.*, 2009).

Se ha encontrado efectos de la consanguinidad en animales domésticos, de laboratorio y en muchas poblaciones de animales silvestres en cautiverio. En poblaciones silvestres, la evidencia empírica de la depresión consanguínea ha probado ser mas elusiva, parcialmente debido a los mecanismos naturales dispersos que han evolucionado para minimizar el emparente entre parientes, pero también debido a las dificultades de adquirir una base de datos de mejoramiento a largo plazo e historia sobre los individuos necesarios para calcular la consanguinidad y prueba para la depresión consanguínea (Brekke *et al.*, 2010).

La consanguinidad y sus consecuencias han sido de gran interés en medicina, mejoramiento genético animal, mejoramiento genético de plantas, biología evolucionaria y conservación. Muchos estudios de animales silvestres y plantas han demostrado una asociación negativa entre consanguinidad y componentes de rendimiento tales como sobrevivencia, resistencia a enfermedades, habilidades para eludir a depredadores, crecimiento o reproducción, y un estudio de mariposas Glanville Firtillary (*Melitea cinxia*) sugiere que la depresión consanguínea puede ser suficiente para causar extinción de la población local (Marshall *et al.*, 2002; Keller *et al.*, 2011; Reid *et al.*, 2007; Dale *et al.*, 1993; MacNeil *et al.*, 1989).

Según varias teorías, la explicación teórica considera que la depresión consanguínea es una consecuencia de los efectos de los genes dominantes, y por lo tanto caracteres con un componente de dominancia más alto son más sensibles a la depresión consanguínea (Curik *et al.*, 2003). Entonces, para que la depresión consanguínea ocurra, algún grado de dominancia debe existir en los loci correspondiente al carácter. La dominancia puede ser parcial o completa o incluso puede incluir sobredominancia (Michalczyk *et al.*, 2010; Whitlock, 2002; Davis y Brinks, 1983).

De acuerdo a Ballou (1997) y Keller *et al.* (2011), dos principales hipótesis han sido supuestas para explicar el efecto de la depresión consanguínea. Ambos relacionan la disminución de heterocigotos durante el proceso de mutación. La hipótesis de la dominancia parcial se concentra en el rol de la homocigosidad de mutaciones deletéreas parciales raras. Las mutaciones deletéreas constantemente surgen en la población y la selección rápidamente purga la mayoría de los aditivos y dominantes, dejando el conjunto

segregado de mutaciones deletéreas, enriquecidas con recesivos, parcialmente debido a que la selección contra mutaciones recesivas es ineficiente. Cuando tales mutaciones se reúnen en forma homocigota, como es el caso de la consanguinidad, sus efectos deletéreos son entonces expuestos. Alternativamente, la hipótesis de la sobredominancia establece que la depresión consanguínea es causada por una reducción en la heterocigosidad de alelos en común mantenidos en equilibrio, en loci que exhiben superioridad cuando se encuentran en forma heterocigota.

Ambos mecanismos pueden jugar un rol importante en la depresión consanguínea, pero la hipótesis de la dominancia parcial es la más aceptada hasta la fecha (Keller *et al.*, 2011).

La depresión consanguínea ha sido reportada que influencia caracteres relacionados al rendimiento en varias especies y puede ser definida a nivel poblacional o individual como un decline en el rendimiento de las crías como consecuencia directa del incremento de parentesco entre los padres. En concordancia, el grado de parentesco entre los padres puede tener consecuencias de rendimiento indirecta y pueden inducir una presión de selección para evitar el emparente entre parientes, aunque la evidencia en vertebrados es conflictiva (Keller *et al.*, 2011; Holand *et al.*, 2007; Halverson *et al.*, 2006).

Existe muchas investigaciones del efecto de la depresión consanguínea sobre caracteres que son cercanamente relacionados a rendimiento (fecundidad y sobrevivencia) en animales silvestres, domesticos y de laboratorio (cabras, babuinos y marmotas) (Frere *et al.*, 2010). Según Falconer y MacKay (1996), la consanguinidad tiene un efecto de reducción sobre caracteres de rendimiento más que en caracteres morfológicos.

De igual forma, Gómez *et al.* (2009) y Halverson *et al.* (2006) mencionan que la depresión consanguínea tiene más oportunidad de ocurrir en caracteres relacionados a reproducción, sobrevivencia y rendimiento, mientras que caracteres de producción o morfológicos, tales como medidas corporales o carcasa, típicamente muestran poco o ningún cambio frente a la consanguinidad, aunque pueden existir excepciones (Kaeuffer *et al.*, 2008; Culbertson *et al.*, 1997; Gilbert *et al.*, 1988).

Dicho de otra forma, la depresión consanguínea generalmente muestra una relación inversa con la heredabilidad de caracteres, es decir, caracteres con baja heredabilidad muestran mayor depresión consanguínea y caracteres con alta heredabilidad muestran menor depresión consanguínea (Carrillo y Siewerdt, 2010; Davis y Simmen, 2010). Sin embargo, la consanguinidad ha sido mostrada tener efectos no lineales sobre caracteres de producción en vacuno lechero y vacunos de carne como Charolais, Hereford y Angus (McParland *et al.*, 2008).

Cuando la carga genética recesiva es desigualmente distribuida entre fundadores de genoma o cuando las líneas de fundadores están expuestas a cantidades variables de selección, los descendientes de diferentes fundadores pueden ser diferencialmente afectados por la depresión consanguínea (Casellas *et al.*, 2012).

La consideración de efectos de depresión consanguínea de fundadores específicos e interacción epistática podría tener un impacto relevante en el manejo de la consanguinidad entre la selección actual y los programas de conservación en animales domésticos (Casellas *et al.*, 2012).

El nivel de depresión consanguínea de una población es una función del mecanismo genético de depresión consanguínea así como del sistema de empadre y la historia demográfica de la población. De esta forma, un animal consanguíneo con ancestros consanguíneos debería ser menos susceptible a la depresión consanguínea que un animal consanguíneo con ancestros no consanguíneos debido a que la sobrevivencia y reproducción de ancestros consanguíneos son menos probables que sean portadores de alelos deletéreos (Ballou, 1997).

La selección artificial trae progreso genético, pero también incrementa la tasa de consanguinidad, la cual resulta se traduce en depresión consanguínea del carácter seleccionado. Hoy el problema es más grave ya que la respuesta de la selección en el corto plazo esta maximizado por el uso del modelo animal BLUP (Best Linear Unbiased

Predictor) para realizar las evaluaciones genéticas. Existe un consenso de que el BLUP es el mejor método disponible para evaluación genética ya que incrementa la precisión de selección mediante el uso de toda la información disponible de parientes, en la evaluación de candidatos a la selección. Sin embargo, el nuevo uso del BLUP puede también incrementar la consanguinidad y la pérdida de variabilidad genética, debido a que los individuos emparentados tienden a ser seleccionados juntos, ya que ellos comparten la mayoría de su información familiar (Sanchez *et al.*, 1999; Quinton *et al.*, 1992).

La variabilidad de la depresión consanguínea entre ancestros comunes puede ser debido a diferencias en proporción inicial de loci heterocigoto. Por lo tanto la depresión consanguínea puede ser determinada por relativamente pocos genes recesivos y la depresión consanguínea en los descendientes puede depender sobre aquellos alelos que son presentes en la población inicial o fundadora (Miglior *et al.*, 1994)

Se ha estipulado que la decisión de selección debería incluir un diferencial de selección débil para aquellos caracteres que son mas influenciados por la depresión consanguínea, además debe de tomarse en cuenta el efecto conjunto que la consanguinidad directa y maternal pueda ejercer sobre otros caracteres (Carrillo y Siewerdt, 2010).

a) Depresión consanguínea en animales domésticos

No existe hasta el momento ningún estudio del efecto de la depresión consanguínea sobre peso de vellón, peso al nacimiento o caracteres relacionados con la fibra de camélidos pero si se han realizado algunos estudios en ovinos lanados para caracteres de crecimiento y vellón, debido a su importancia económica. También muchos estudios se han realizado en ungulados y otras especies domésticas con respecto a caracteres productivos y reproductivos, de las cuales se dará una reseña de los principales efectos en la depresión consanguínea.

Ercanbrack y Knight (1991) analizaron el efecto de la consanguinidad, en las razas ovinas Rambouillet, Targhee y Columbia. Aunque la finura del vellón para Rambouillet y

Columbia fue significativamente mayor con la consanguinidad de la oveja, los cambios fueron demasiado pequeños para ser económicamente importantes pero si se observó un efecto más importante en la reducción del peso de vellón, el cual fue bajo en las tres razas.

El efecto de la depresión consanguínea en la raza Columbia no fue importante a niveles de consanguinidad menores de 20% pero se convirtió curvilíneamente más importante a niveles más elevados. La disminución del peso del vellón en las 3 razas por cada 1% de consanguinidad (0.17, 0.12, 0.009 kg para Rambouillet, Targhee y Columbia, respectivamente) puede ser atribuido parcialmente a disminución concomitante en el peso al nacimiento el cual fue significativo en las tres razas (0.08, 0.14 y 0.002 Kg por cada 1% de consanguinidad). Esto demuestra que el peso al nacimiento, similar al peso de vellón en Columbia, no fue apreciablemente afectado a niveles más bajos de consanguinidad, aunque la disminución se inicio inmediatamente en las otras dos razas. Además, se encontró que la consanguinidad de la oveja tuvo un pequeño efecto sobre el peso de la camada destetada, existiendo una disminución de 0.59 kg por cada incremento de 1% de consanguinidad (Ercanbrack y Knight, 1991).

Dado estos resultados obtenidos en el detrimento de peso de vellón, y otros caracteres productivos y reproductivos, conforme aumenta el coeficiente de consanguinidad en el individuo o la madre, y debido a que la efectividad de la selección es, a la par, reducido por la disminución de la reproducción neta (Borg *et al.* 2009), el uso de la consanguinidad como herramienta para el mejoramiento genético en ovejas parece altamente imprudente. Aunque las pérdidas económicas no son tan serias a bajos niveles de consanguinidad, los beneficios deseables de la consanguinidad también son bajos a tales niveles. (Ercanbrack y Knight, 1991).

En la mayoría de investigaciones se estudia el efecto que puede tener el coeficiente de consanguinidad directa sobre los caracteres evaluados, pero la consanguinidad maternal o la combinación de estos dos, deben ser también tomados en cuenta. Estudios hechos en ovinos, reportan que la correlación entre coeficientes de consanguinidad del individuo y el

coeficiente de consanguinidad de la madre es de 0.10, lo cual permite calcular separadamente la depresión consanguínea directa y maternal (Norberg y Sorensen, 2007).

De acuerdo a estudios revisados en ovinos por Lamberson *et al.* (1982), un incremento de 1% en la consanguinidad de la madre resultó en una disminución de 0.007 Kg en peso de vellón a los 6 meses. Incluso cuando se midió el peso de vellón al año, el efecto fue de -0.022 Kg/1% de consanguinidad reportado por investigadores de Merino Australiano y -0.010 Kg/1% de consanguinidad reportado por investigadores de Estados Unidos en ovejas locales. Un incremento de 1% de la consanguinidad de la madre resultó en una disminución de 0.272 Kg en el peso corporal de la oveja al empadre. Este coeficiente es mayor que el de otros reportado por otros investigadores (-0.134 Kg/1%).

De igual forma, la consanguinidad del feto y oveja tuvieron el efecto de demorar la fecha de parto tanto debido a un periodo más largo de exposición al carnero a la concepción o debido a un intervalo gestacional mas largo. Aunque parece improbable que un aumento de la consanguinidad incremente el periodo de gestación, esto puede deberse a un incremento del peso debido a un pequeño incremento de la consanguinidad (Lamberson *et al.*, 1982).

Asimismo, en ovinos de la raza Hampshire, por cada 1% de incremento de la consanguinidad de la madre, el peso al nacimiento de corderos disminuye aproximadamente en 0.007 Kg, lo que demuestra que la consanguinidad de la madre tuvo un efecto pequeño pero no significativo en sobrevivencia de corderos (Lamberson *et al.*, 1982).

En estudios hechos en corderos Hissardale, por Akhtar *et al.* (2000) se ha observado que el coeficiente de consanguinidad tuvo un efecto significativo directo sobre peso al nacimiento y mortalidad de camada. Por cada incremento en 1% de consanguinidad individual o directa, el peso al nacimiento, peso al destete y mortalidad de camada variaron en -6g, -15g y +0.006% respectivamente, mientras que un incremento de 1% de la consanguinidad de la madre estuvo asociado con un cambio en peso al nacimiento, peso al destete y mortalidad de camada en -6g, -3g y +0.24%, respectivamente.

Estos resultados son similares a los encontrados anteriormente por Ercanbrack y Knight, (1991), en donde se sabe que el efecto combinado de consanguinidad de cordero y de la madre reduce el peso de la camada destetada en aproximadamente 0.5 kg por cada 1% de incremento en la consanguinidad.

De acuerdo a estudios hechos por Ercanbrack y Knight (1991), en corderos de las razas Targhee y Columbia, los efectos combinados de consanguinidad tanto del cordero como de la madre reducen la tasa de reproducción neta en más de 1% por cada incremento de 1% de consanguinidad. Asimismo la tasa de fertilidad de las borregas se reduce en 1.2% por cada incremento de 1% de consanguinidad, además de que también se observó un efecto negativo sobre la prolificidad.

También es sabido que la consanguinidad afecta la producción de leche y esto repercute negativamente en el peso al destete del cordero. Según Ercanbrack y Knight (1991), la consanguinidad de la madre disminuyó significativamente la producción de leche en ovinos.

El efecto de la consanguinidad del cordero en la reducción del peso al destete fue de un mínimo de 3.5 veces más importante que el de la consanguinidad de la madre. El efecto combinado de consanguinidad promedio del cordero y de la madre reduce el peso al destete en aproximadamente 2.2 a 3.5 Kg en ovinos, lo cual representa entre 6 a 10%. La consanguinidad también causó una disminución significativa en peso al nacimiento para las razas Targhee y Columbia en aproximadamente 6%. También se encontró efecto negativo entre 0.7 a 7.2 %, de efecto de la consanguinidad del cordero sobre la sobrevivencia del mismo de 3 a 5 meses y una disminución de 1.2% de fertilidad por cada 1% de consanguinidad (Ercanbrack y Knight, 1991).

Estudios hechos en ovinos Texel, Shropshire y Oxford Down, para todas las razas, la consanguinidad afectó los promedios de los caracteres significativamente. La disminución en peso al nacimiento debido a un 10% de incremento en la consanguinidad para el cordero

estuvo en el rango de 82 a 112 g, o de 2 a 2.6% de la media. También se ha reportado que el efecto combinado de 20% de consanguinidad en las madres y 25% de consanguinidad en los corderos, redujo el peso al nacimiento en aproximadamente 6%. Se demostró que en las tres razas la consanguinidad afecta negativamente el peso al nacimiento, ganancia diaria promedio y el tamaño de camada de las tres razas. Asimismo se observó un incremento de alrededor de 1% de consanguinidad por generación (Norberg y Sorensen, 2007).

Algunos estudios reportan efectos desfavorables del coeficiente de consanguinidad sobre el peso al nacimiento en vacunos, encontrándose una reducción de 0.38 kg por cada 1% consanguinidad o una reducción de 5.8 Kg por cada 1% consanguinidad en peso al nacimiento en vacunos Brown Swiss. De estos resultados se ha determinado que un promedio de coeficiente de consanguinidad por encima de 11% es perjudicial para el peso al nacimiento (Santana *et al.*, 2012).

Una investigación realizada en vacas Guernsey mostró que el peso al nacimiento de los terneros disminuyó cuando la consanguinidad se hizo más intensa. Incluso se observaron muchas muertes y malformaciones de los órganos reproductivos (Bartlett *et al.* 1942).

Estudios hechos en ganado Hereford demostraron que las madres consanguíneas afectaron significativamente la mortalidad perinatal. Los terneros consanguíneos son más pequeños al nacimiento lo cual potencialmente los predispone a una mayor probabilidad de mortalidad perinatal, debido a que terneros muy pequeños pueden ser más propensos a mortalidad. Sin embargo, también se reportó una correlación positiva, aunque no significativa, entre mortalidad perinatal y peso al nacimiento. La asociación entre peso al nacimiento y mortalidad perinatal tiene probablemente una relación no lineal, tanto en los casos de terneros muy grandes y muy pequeños, los cuales son más predispuesto a mortalidad perinatal, quizá por problemas de abortos, partos distócicos o problemas de nacimientos con malformaciones congénitas (McParland *et al.*, 2008; Mumtaz *et al.*, 2007).

En estudios hechos en terneros Angus, el coeficiente de consanguinidad de la madre tuvo un efecto significativo sobre el peso al nacimiento de la progenie y tuvo una tendencia a

tener efecto negativo en ganancia de peso pos destete. Muchos estudios de consanguinidad reportaron que la consanguinidad de la madre disminuye los pesos al destete y al año en 0.30 y 0.21 Kg respectivamente, por cada incremento de 1% de consanguinidad, sugiriendo disminución de la producción de leche en madres consanguíneas, mientras que el efecto de consanguinidad de la madre sobre el peso al nacimiento fue inconsistente y cercano a cero. En otros estudios también se concluyó que la consanguinidad de la madre tuvo un pequeño efecto sobre peso al nacimiento de terneros, pero tuvo un efecto detrimental en ganancia de peso pre destete y peso al destete (Davis y Simmen, 2010).

Según McParland *et al.* (2008), los animales consanguíneos son más pequeños al nacimiento y tienen menor peso al destete y peso vivo adulto. Esto se obtiene de estudios hechos en las razas Charolais, Limousin y Simmental, en donde la consanguinidad afecta casi todo los caracteres esqueléticos y musculares con animales consanguíneos siendo más pequeños y menor desarrollo muscular. Además, se observó que disminuye la circunferencia escrotal en sólo la raza Hereford a pesar de reportes previos de efectos en Angus negro y rojo.

Resultados similares de depresión consanguínea se observaron en vacunos de la raza Bonsmara, en donde se observó que un coeficiente de consanguinidad promedio mayor a 20% o mayor a 4.25% de incremento de consanguinidad promedio en la población, afectan negativamente el peso al destete (Santana *et al.*, 2012)

De acuerdo a estudios hechos por McParland *et al.* (2007), la depresión consanguínea fue expresada como una reducción en ganancia pos destete de 240 g por cada incremento en 1% de consanguinidad en poblaciones de ganado Limousine americano y como una reducción en el pico de producción de leche de 0.06 a 0.12 kg por día por incremento de 1% de consanguinidad en vacas Holstein en Estados Unidos. Resultados similares fueron encontrados por Gilbert *et al.* (1988) para el carácter peso al destete.

Además, según Mc Parland *et al.* (2008), la consanguinidad afectó muy poco el peso de carcasa y porcentaje de grasa, lo cual podría ser explicado por el efecto de las frecuencias

alélicas. Según refieren, la magnitud de depresión consanguínea es dependiente de la frecuencia alélica. En comparación con los alelos en elevadas frecuencias, los alelos en frecuencia intermedias tienen mayor efecto y estas últimas no son comunes de encontrar en las razas seleccionados como el Hereford, Angus y Simmental.

Efectos desfavorables de incremento de consanguinidad han sido reportados en caracteres de rendimiento pre-destete de las razas Angus, Hereford y Shorthorn, y se ha encontrado que en los caracteres reproductivos los efectos de la consanguinidad fueron más pronunciados en individuos más jóvenes. Además, la consanguinidad de la madre ha sido negativamente relacionada a rendimiento pre destete y positivamente relacionado a rendimiento pos destete de la progenie (McCurley *et al.*, 1984).

De estudios hechos en Angus, un incremento de 1% de consanguinidad causa una disminución de 2 Kg sobre el peso corporal. Asimismo, de acuerdo con estudios en Shorthorn, los valores de consanguinidad altos están asociados con un menor peso adulto mientras que la consanguinidad de la madre conlleva a un incremento de peso (McCurley *et al.*, 1984).

También en terneros Angus, de acuerdo a estudios hechos por Davis y Simmen (2010), por cada 1% de incremento de consanguinidad ocurre una disminución de 0.06, 0.44, 0.69 y 1.30 Kg en peso al nacimiento, peso al destete, peso al año y peso adulto, respectivamente. Similarmente, en la raza Alentejana, los caracteres con mayor porcentaje de impacto de consanguinidad individual fueron número total de crías en la vida productiva de la vaca y peso al nacimiento de terneros.

En otros estudios realizados en vacunos de carne, se encontró una disminución de 2 kg en peso vivo adulto asociado con incremento de consanguinidad de 1% en vacuno de carne. En ganado Limousin, la ganancia de peso vivo pos-destete se estimó en una reducción de 0.24 kg por cada 1% de incremento de consanguinidad y en vacuno lechero, los efectos de consanguinidad demostraron ser acumulativos, disminuyendo la vida productiva (Marquez *et al.*, 2010).

Estudios realizados en vacas Holstein, por Gonzales-Recio *et al.* (2007), han demostrado que la dificultad al parto se incrementó en 0.92 y 0.66% para terneros machos y hembras, respectivamente, cuando la consanguinidad promedio se incrementa de 1.5 a 3.7%. Un coeficiente de consanguinidad mayor a 10% incrementa la edad al primer parto en 27 días en vacunos. Resultado similares de pérdida de la eficiencia reproductiva también se observó en burras (Gutiérrez *et al.*, 2005a).

De acuerdo a estudios en ocho razas españolas locales de vacunos de carne, la consanguinidad muestra tener un efecto adverso de todos los caracteres de rendimiento, aunque los efectos de la depresión consanguínea fueron más severos en población desarrollada bajo sistema de apareamientos emparentados, y particularmente en animales con coeficientes de consanguinidad mayores a 20% (Gutiérrez *et al.*, 2003)

De acuerdo a estudios realizados por McParland *et al.* (2008) La consanguinidad de la madre no afectó significativamente la distocia de las razas Charolais, Limousin, Simmental o Hereford. El incremento de la consanguinidad de la madre fue significativamente asociada con un incremento de distocia en madres de raza Angus de primer parto. Una razón potencial para tal efecto puede ser que la consanguinidad demore el inicio de madurez resultando en vacas más pequeñas que son naturalmente mas predispuestas a distocia. Tal como lo demostraron, la consanguinidad afectó la conformación de hembras (-0.018 / 1% consanguinidad) más que en todos los toretes (0.026/1%) o toros (0.016/1%).

En estudios de aves recopilados y citados por König *et al.* (2010), se ha encontrado que la depresión consanguínea fue mínima para caracteres de producción de huevo (número de huevos, peso de huevo, o masa de huevo), pero un incremento en la consanguinidad estuvo asociado con una demora en la madurez sexual. Ligera depresión consanguínea ha sido reportadas también para caracteres de peso al nacimiento, peso promedio del huevo, edad a la primera postura y porcentaje de huevos fertilizados.

En estudios hechos en caballos andaluces, la consanguinidad promedio de 8.48% fue más alta que otros con alto tamaño poblacional reportados como en caballo italiano Haflinger (6.59%) o para caballo francés (desde 2.4 a 7.1 %). Sin embargo, el resultado de coeficientes de consanguinidad individuales mediante el uso del pedigrí es muy sensible a su profundidad y cantidad de información completa, por lo tanto, solo debe de compararse con genealogías similares (Valera, *et al.*, 2005).

Estudios hechos en caballos por Sevinga *et al.* (2004) concluyeron que la incidencia de retención placentaria en yeguas es al menos parcialmente explicada por el efecto de la consanguinidad y para poder evitar un mayor incremento en la incidencia de retención de placenta en yeguas, una disminución de la tasa de consanguinidad por incremento del tamaño de población efectiva es lo más recomendable.

De acuerdo a estudios hechos en porcinos raza Yorkshire, aunque la camada y particularmente los efectos de la consanguinidad de la madre tuvieron generalmente un efecto negativo en peso al nacimiento y de acuerdo con los estimados de literatura, estos efectos no son significativos. Esta situación fue atribuida primariamente a un rango limitado de coeficiente de consanguinidad calculado dentro de las subclases de líneas de año-parición. Los efectos de la consanguinidad de la madre fueron menos severos para tamaño de camada de madres de segundo parto que para camadas de madre de primer parto (Leymaster y Swiger, 1981).

A pesar de que es conocido que existen muchas investigaciones que refieren el efecto negativo de la consanguinidad sobre caracteres productivos, también existen algunos resultados favorables a causa de incremento en los niveles de consanguinidad de una población. Tal es el caso de estudios realizados en ratones de laboratorio en donde líneas consanguíneas son reproducidas exitosamente, pero ello no implica que efectos no deletéreos se esperen de otros mamíferos consanguíneos (Ralls y Ballou., 1982).

De igual forma, se pueden encontrar varias investigaciones que refieren la influencia favorable de la consanguinidad maternal sobre el peso al nacimiento y otros caracteres,

incluso se ha sugerido una interacción entre los efectos de consanguinidad maternal y directa puede ser la fuente de algunas inconsistencias (Carrillo y Siewerdt, 2010).

De acuerdo a estudios en vacuno lechero Guzerat, realizados por Panetto *et al.* (2010), el uso de sistemas de empadre consanguíneos y selección simultanea permitió la obtención de animales genéticamente superiores en términos de producción de leche dentro de los animales consanguíneos, posiblemente debido a que los animales seleccionados pueden estar libres de la mayoría de alelos deletéreos, pero dicho incremento solo se logró hasta un nivel de consanguinidad del 20%, después del cual el aumento de la consanguinidad no incrementó significativamente la producción de leche. Sin embargo, la obtención por consanguinidad de vacas con alta producción de leche, conllevó a afectar el rendimiento de leche promedio en toda la población así como también el incremento de la edad al primer parto y el intervalo entre partos.

b) Depresión consanguínea en animales silvestres y humanos.

Si bien la depresión consanguínea se observa mayormente en animales domésticos, en animales silvestres también se observa su efecto e incluso se proponen métodos que permiten su control.

Los efectos de la depresión consanguínea han sido reportados en muchas especies, tales como las cabras de monaña (*Oreamnos americanus*), y babuinos mandril (*Mandrillus sphinx*) o marmotas alpinas (*Marmota marmota*) (Frère *et al.*, 2010).

Especies como el gorrión (*Melospiza melodía*), la mangosta (*Helogale pervula*), la rata topo sin pelo (*Heterocephalus glaber*), muestran altos niveles de consanguinidad, pero la depresión consanguínea fue solo documentada en el gorrión (Frère *et al.*, 2010).

Al parecer la consanguinidad tiende también a producir efecto deletéreo en pequeños mamíferos, como ratón, cuy, hamsters o especies exóticas en zoológicos y estos pequeños

mamíferos no son diferentes de ungulados y primates en su susceptibilidad a la depresión consanguínea (Ralls y Ballou., 1982).

La consanguinidad puede crear problemas para poblaciones naturales debido a que frecuentemente conllevan a una depresión consanguínea. Más aún, los caracteres cercanamente relacionados al rendimiento parecen especialmente susceptibles a la depresión consanguínea, y como resultado, la consanguinidad puede reducir el tamaño efectivo de la población además de incrementar la probabilidad de consanguinidad y deriva genética. Un coeficiente de consanguinidad de 33% parece representar una barrera marcada para el inicio de una depresión consanguínea significativa en poblaciones de laboratorio (Brown *et al.*, 2009).

Estudios hechos en ranas han demostrado que existe una relación negativa significativa entre la consanguinidad y la sobrevivencia en estado silvestre. Los resultados mostraron que en ranas, la consanguinidad tuvo un efecto más elevado en el rendimiento de los animales silvestres que en cautiverio y que las medidas de sobrevivencia son más sensibles que las medidas de crecimiento y desarrollo (Halverson *et al.*, 2006).

De acuerdo a estudios realizados en lobos mexicanos *Canis lupus baileyi*, la consanguinidad reduce el rendimiento de poblaciones silvestres, cautivas o de laboratorio, e incrementa el riesgo de extinción de la población. La consanguinidad de lobo y loba reducen los éxitos de apareamiento, quizá por disminución en la calidad del semen o pérdida de funcionalidad de los ovocitos. Incluso se ha observado que los cachorros consanguíneos incrementaron su tasa de mortalidad en los 3 primeros días de nacimiento (Fredrickson *et al.*, 2007).

De igual forma, de acuerdo a estudios realizados en lobo salvajes *Canis lupus* por Liberg *et al.* (2005), encontraron que existe una reducción de 1.15 cachorros por camada por cada incremento de 10% de consanguinidad para los cachorros. Además también por cada 10% de incremento en la consanguinidad, la tasa de crecimiento se redujo entre 1.29 y 1.21%.

Asimismo, se han observado problemas de mortalidad embrionaria en aves. Estudios hechos en aves hihi (*Notiomystis cincta*), mostraron que la sobrevivencia embrionaria esta correlacionada con el nivel de consanguinidad del individuo (Brekke *et al.*, 2010). Algunos autores sugieren que un incremento de la consanguinidad de 10% supone una reducción de más de 5 a 10% en componentes de rendimiento. Tal es el caso en una población de loros silvestres donde se encontró que el empare de hermanos completos reportan una reducción de 17.5% de la tasa de sobrevivencia de los polluelos (Kim *et al.*, 2007).

En caso de caracteres reproductivos, es de relevante importancia el efecto que pueden traer la depresión consanguínea sobre la viabilidad reproductiva de una población silvestre, ya sea por efecto de la mortalidad embrionaria o dificultad para la fertilización. Tal es el caso de un trabajo de investigación de escarabajos *Tribolium castaneum* hecho por Michalczyk *et al.* (2010) donde han observado que los machos consanguíneos muestran una disminución de la viabilidad espermática bajos ciertas condiciones. Esto puede ser explicado en parte por daños del ADN espermático en machos consanguíneos, tal como se demostró en gacelas en peligro de extinción (*Gazella cuvieri*, *Gazella dama mhorror*, y *Gazella dorcas*) (Ruiz-López *et al.*, 2010).

En estudios hechos en humanos se ha determinado que los abortos así como la muerte infantil están correlacionados positivamente con la consanguinidad. También se le considera como un factor de riesgo para muchas enfermedades incluyendo anormalidades congénitas y otros defectos de nacimiento. Además debe tomarse en cuenta que el peso al nacimiento se ajusta a un complejo conjunto multifactorial de causas que involucra tanto factores genéticos como no genéticos, relacionados a estado socioeconómico y salud de la madre (Mumtaz *et al.*, 2007).

En un estudio en el distrito de Arcot del Norte en el Estado de Tamil Nadu al sur de India, se encontró que los coeficientes de consanguinidad en áreas rurales y urbanas fueron de 0.0371 y 0.0204 respectivamente, más altos que aquellos prevalentes en otras partes del mundo (Rao e Inbaraj, 1980).

Interesantemente, hay numerosos reportes de efectos de consanguinidad sobre caracteres humanos como enfermedad del corazón, hipertensión, osteoporosis, cáncer, coeficiente intelectual y desordenes psiquiátricos, sugiriendo que estos caracteres o sus variantes genéticas han conllevado a una selección natural ancestral (Keller *et al.*, 2011).

Existen casos en donde el control de la consanguinidad en animales silvestres puede ser incluso la misma consanguinidad. Otros estudios han mostrado niveles moderados de consanguinidad que pueden ser benéficos. Esto debido a que en algunos casos las ventajas de emparejamiento con parientes cercanos puede superar los efectos mismos de la depresión consanguínea. Por ejemplo, ambos sexos de un pez de la familia de los cíclidos (*Pelvicachromis taeniatus*), tiene preferencia por el emparejamiento entre individuos no emparentados, lo cual sugiere la presencia de un beneficio de rendimiento a la consanguinidad (Frère *et al.*, 2010).

2.7.2. Pérdida de variabilidad genética

La diversidad genética o variabilidad genética dentro de una población es una parte esencial de la biodiversidad global en vida silvestre y en especies domésticas es el recurso que permite cambios en las características fenotípicas de una población, y éste es el fundamento de la selección de los mejores individuos tanto para caracteres productivos (cuantitativos y cualitativos) como para caracteres de rendimiento (adaptación, conformación, fertilidad y resistencia a enfermedades), ya que al existir mayor variabilidad, se pueden encontrar individuos que presenten una mayor frecuencia de genes favorables para ciertos caracteres deseables en un proceso de selección, para que puedan ser transmitidos a su descendencia, logrando a largo plazo un aumento del progreso genético (Vilela, 2014; Oldenbroek, 2007; Sánchez *et al.*, 2003).

La mejor medición de la tasa de pérdida de diversidad genética dentro de una población es la tasa de consanguinidad. Para mantener la diversidad genética y evitar la extinción, es esencial minimizar el incremento de consanguinidad en pequeñas poblaciones, tales como

poblaciones de zoológicos y razas domesticas (Sánchez *et al.*, 2003; Márquez *et al.*, 2010; Hendrick, 2007; Bierne *et al.*, 2000).

Por ejemplo, de acuerdo a estudios realizados en 5 razas de burros catalanes por Gutiérrez, *et al.* (2005b), los coeficientes de consanguinidad fueron de 11% para Berga, 3.1% para Sevilla, 2.1% para Toledo y 1.1 % para AFRAC y 0.5% para Huesca encontrándose pérdida de diversidad genética y aumento de los niveles de consanguinidad debido al uso de pocos animales para el empadre. En todo el pedigrí el promedio de consanguinidad es de 3.36%, número total de generaciones rastreadas 1.23 y generaciones equivalentes de 1.96. Además se encontró que los machos tuvieron más consanguinidad que las hembras (4.05 vs 2.88 %).

Las ventajas de reducir la consanguinidad refieren a no solamente un mejor uso de la variabilidad genética disponible en la población base y para una depresión consanguínea reducida en el carácter seleccionado, sino también para una depresión reducida de caracteres relacionados a caracteres de rendimiento, la cual puede ser en el presente la consecuencia más desfavorable del incremento de la consanguinidad en poblaciones domésticas (Sanchez *et al.*, 1999).

En el caso de la deriva genética, es especialmente importante en pequeñas poblaciones donde los empadres aleatorios pueden estar emparentados y comparten una fracción de sus genes. Los empadres consanguíneos no aleatorios por supuesto pueden ocurrir en poblaciones de cualquier tamaño. En todas las formas los dos procesos son similares, en particular, ambos conllevan a un incremento en la homocigidad y fijación final (Crow, 2010; Van Buskirk y Willi, 2006; Notter, 1999).

Altas tasas de ganancia genética son mayormente deseadas en el corto plazo. En el largo plazo, el control de consanguinidad y mantenimiento de diversidad genética es crucial ya que los objetivos de mejoramiento genético pueden estar limitados si existen machos disponibles que estén emparentados con una amplia proporción de hembras en la población. (Bijma *et al.*, 2001; Muasya *et al.*, 2006).

La selección de empadre podría ser considerado como un método para optimizar la selección artificial en el corto plazo. Sin embargo, se sabe que a menudo la mayoría de pérdida de genes en una población ocurre en una primera generación de selección, así que el mantenimiento de la variabilidad genética no es un tema solamente de largo plazo, y toma sentido estudiar el efecto de decisiones de selección tomados al inicio del plan de selección (Sanchez *et al.*, 1999).

Similarmente a otras especies caracterizadas por selección intensiva (ganado lechero y porcino) todas la herramientas disponibles deberían ser usadas para maximizar la respuesta a la selección considerando la consanguinidad y el parentesco genético a largo plazo. Las estrategias que controlan la consanguinidad se concentran en el uso de BLUP que permite obtener valores de merito genético tomando en cuenta el nivel de parentesco genético aditivo entre individuos preseleccionados y la población, restringiendo el número de hermanos y medios hermanos seleccionados, o reduciendo los factores ponderantes para información proveniente de parientes en evaluaciones genéticas. Tomando en cuenta esto, el método más recomendado para reducir la consanguinidad es el empadre por mínima coancestria (König, *et al.*, 2010).

Aun existe la necesidad de encontrar una manera científica y práctica de manejar la variabilidad genética de razas con pobre información de pedigrí, en la cual muchos machos son usados al mismo tiempo para servir a un amplio número de hembras, el cual es a menudo el caso en pequeños rumiantes bajo sistemas de crianza extensiva o semi intensiva (Danchin-Burge *et al.* 2010).

2.8. MODELO ESTADÍSTICO PARA MEDIR EL EFECTO DE LA CONSANGUINIDAD

De acuerdo a estudios realizados por Miglior *et al.* (1994), el modelo de regresión lineal de rendimiento productivo sobre la consanguinidad es el método más común usado para medir la depresión consanguínea. Esto es debido principalmente a que es más fácil de ajustar y sus parámetros tienen una interpretación bastante solida (Carrillo y Siewerdt, 2010).

En estudios hechos en ganado Angus por Davis y Simmen (2010), el pedigrí de los animales de la población base fueron rastreados hasta 3 generaciones anteriores para el cálculo de coeficientes de consanguinidad. Luego, para estimación de depresión consanguínea, se usó un modelo lineal el cual incluyó efectos fijos del año al nacimiento del ternero, temporada de nacimiento, sexo del ternero y edad de la madre. En este caso, el estudio se basó en la formación de 5 grupos de animales consanguíneos, con valores de $F = 0; 0 < F < 6.25; 6.25 < F < 12.5; 12.5 < F < 25$ o $> 25 \%$

Esto es de tomar en cuenta ya que se ha considerado que cuando se tienen pocos animales en el pedigrí y estos son altamente consanguíneos, la interpretación de los resultados pueden ser sesgados, si se considera los coeficientes de consanguinidad como variables continuas (McParland *et al.*, 2008)

En muchos casos una alternativa al modelo lineal es el uso del modelo cuadrático, debido a que la relación entre la depresión consanguínea y el coeficiente de consanguinidad, quizá no sea lineal, mostrando una curva cóncava que podría ser ajustada por función cuadrática negativa. Esto ocurre en algunos caracteres de poblaciones domésticas, en donde el cambio en un carácter por un determinado nivel de consanguinidad, es parcialmente una función del término cuadrado para consanguinidad, siendo el efecto no lineal (Ercanbrack y Knight, 1991), aunque esto se considera en modelos de evaluaciones genéticas en poblaciones con un amplio rango de valores de consanguinidad (Fernández *et al.*, 2002).

Sin embargo, está bastante demostrado que el modelo cuadrático no muestra ser una opción confiable o significativa, debido a que la ecuación ajustada no refleja un fenómeno que podría ser correctamente explicado por principios de genética poblacional (Carrillo y Siewerdt, 2010).

El modelo exponencial tiene equivalencia con el modelo lineal en términos de bondad de ajuste pero su uso se recomienda en los casos en donde la población presente amplios rangos de consanguinidad o mayores niveles de consanguinidad. Para rangos cortos, en

donde el coeficiente de consanguinidad encontrado sea menor a 20%, el modelo lineal es el más recomendable ya que proporciona una aproximación más razonable de la biología (Carrillo y Siewerdt, 2010).

Además, están los modelos de Rumford-Newton y Michaelis-Menten, pero su uso no es recomendable debido a que, en el caso del primero, no es un modelo apropiado que describa adecuadamente la biología de los efectos de la consanguinidad en caracteres de crecimiento y el segundo, solo se recomienda con altos niveles de consanguinidad en donde se pueden expresar efectos epistáticos desfavorables (Carrillo y Siewerdt, 2010).

Por todo esto, se sugiere que la elección entre modelo exponencial y lineal para describir los efectos de la consanguinidad se haga en base al rango de consanguinidad en el conjunto de datos. Para amplitudes cortas que se concentran en bajos valores de consanguinidad (20% o menos) el modelo lineal proveerá una aproximación razonable a la biología. Para amplios rangos de consanguinidad o para poblaciones con mayores niveles de consanguinidad observados, el modelo exponencial permite una mayor flexibilidad al modelo para la no linealidad del fenómeno (Carrillo y Siewerdt, 2010).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Lugar y Ubicación

Esta investigación se realizó en las instalaciones del fundo Mallkini, de la empresa MICHELL S.A., ubicada el distrito de Muñani, Provincia de Azángaro, Departamento de Puno. El fundo se encuentra aproximadamente a una altitud entre 4200 y 5000 msnm, con un terreno que varía entre llano, laderas y zonas rocosas, con características de pasturas de pajonal y bofedal en ciertas zonas. Las temperaturas varían entre -10 y 15°C, dependiendo de las épocas de seca (Mayo a Octubre) y lluvias (Noviembre a Abril).

3.2. Sistema de manejo

El sistema de crianza del fundo es semi-intensivo, teniendo una población anual de aproximadamente 2400 alpacas distribuidas en 3000 hectáreas. El manejo de los animales es basado en 7 puntas, en la que cada punta contiene aproximadamente 340 alpacas. Las puntas son de dos tipos: de plantel divididas en machos y hembras (2 puntas) y de majada (5 puntas) divididas en puntas de alpacas Suri, tuis, Huacayas hembras y de saca.

El manejo de alimentación está basado principalmente en pasto natural de condición regular, que permite el mantenimiento de 1 alpaca adulta/ha/año. Adicionalmente se cuenta con pasto cultivado con asociaciones de Rye grass (*Lolium multiflorum*), Alfalfa (*Medicago sativa*) y Trébol rojo (*Trifolium pratense*), el cual es usado principalmente para la alimentación de animales de plantel y hembras preñadas.

La infraestructura consta de dormideros portátiles de alambre de 6 hilos para las alpacas, ubicados en zonas con pendiente aproximada de 15% cerca a las cabañas de sus respectivos pastores. Para la punta de plantel de hembras, además se cuenta con un cobertizo multifuncional que es utilizado en épocas de Mayo y Junio para las épocas de friaje. También se usa como almacén de alimento y corrales de aparto. En la zona de la

administración se cuenta con oficinas administrativas, vivienda, laboratorio de biotecnología reproductiva, almacén principal, maestranza y un hotel de turismo vivencial.

El calendario de manejo ganadero es estricto y se realizan las siguientes faenas. Entre los meses de Enero y Febrero se realiza la faena de empadre y parición. El empadre es por monta controlada y dirigida en pequeños corrales de 2 x 2 m para cada pareja de alpacas durante la monta. Este se realiza dos veces al día, en las mañanas antes de que las alpacas salgan a pastorear y en las tardes cuando regresan a sus dormideros. El destete se realiza entre los meses de Setiembre y Octubre. La esquila se realiza en el mes de Noviembre con la mayoría de la población y con el restante en el mes de Marzo. En todas las alpacas se realiza pesaje al nacimiento y luego mensualmente hasta el destete. El manejo sanitario (dosificación antiparasitaria y vacunaciones) se realizan de acuerdo al calendario sanitario del fundo.

El programa de mejoramiento genético tiene como objetivo mejorar la calidad de fibra para lo cual se usan los caracteres de diámetro de fibra, coeficiente de variabilidad del diámetro de fibra, desviación estándar del diámetro de fibra y peso de vellón a la primera esquila. A partir del año 2008 se usan índices de selección en los animales de plantel (tuis machos y hembras) para la selección de los reproductores. Los animales seleccionados, luego de la primera esquila, son clasificados y enviados a puntas de plantel o majada. Animales no seleccionados son enviados a puntas de saca para su engorde y venta en pie.

3.3. Consideraciones éticas

Uso de protocolos o cuidado de los animales no fueron necesarios debido a que esta investigación se realizó mediante un estudio observacional y fue realizada con información de genealogía y registros productivos de la empresa. El uso de los datos y publicación de los resultados tienen autorización de la empresa MICHELL S.A. para el desarrollo de esta investigación.

3.4. Estructura Poblacional

Las dos puntas de plantel son de reproductores machos y hembras de alta calidad genética. Las puntas de majada están clasificadas en punta de hembras Huacaya (2 puntas), punta de hembras Suri (1 punta), punta de saca (1 punta), y punta de tuis (1 punta). Durante el año cada punta es ubicada en dos zonas diferenciadas. Desde Noviembre hasta Abril se encuentran en las zonas bajas y desde Mayo hasta Octubre, en las zonas altas.

En el fundo se encuentran aproximadamente 82% alpacas Huacaya (75% blanco y 25% color) y 18% alpacas Suri (85% blanco y 15% color). En todo el fundo, aproximadamente 14% son machos y 86% son hembras.

3.5. Diseño experimental

El diseño se basa en un estudio observacional. Para la estimación del efecto de la consanguinidad sobre el peso de vellón y peso al nacimiento, se usó un modelo lineal con efectos fijos y variables como se detalla a continuación:

Para efecto de la consanguinidad sobre peso al nacimiento:

$$Y_{ijklmn} = u + S_i + R_j + E_k + A_l + H_m + Fx_n + e_{ijklmn}$$

Y_{ijklmn} = Peso al nacimiento (kg) del animal de sexo i , de la raza j , del año l y punta m .

u = Efecto constante de la media poblacional

S_i = Efecto del sexo i ; ($i=1,2$)

R_j = Efecto de la raza j ; ($j=1,2$)

E_k = Edad de la madre del j – ésimo animal (años)

A_l = Efecto del año de nacimiento k ; ($l=1,2,3,4,5,6,7,8$)

H_m = Efecto de la punta m ; ($m=1,2,3,4$)

Fx_n = Coeficiente de consanguinidad estimado del m -ésimo animal (%)

e_{ijklmn} = efecto residual aleatorio

Para efecto de la consanguinidad sobre peso de vellón:

$$Y_{ijklm} = u + S_i + E_j + H_k + R_l + Fx_m + e_{ijklm}$$

Y_{ijklm} = Peso de vellón (Kg) del animal de sexo i , de la punta k , de la raza l .

u = Efecto constante de la media poblacional

S_i = Efecto del sexo i ; ($i=1,2$)

E_j = Edad al momento de la esquila del j – ésimo animal. (Días)

H_k = Efecto de la punta k ; ($k=1,2,3,4$)

R_l = Efecto de la raza l ; ($l=1,2$)

Fx_m = coeficiente de consanguinidad estimado del m -ésimo animal (%)

e_{ijklm} = efecto residual aleatorio

3.6. Animales y base de datos

Se utilizó los registros de nacimientos del fundo Mallkini de 12493 alpacas desde el año 1999 hasta el 2012. Esta cantidad, fue el resultado de un proceso de edición de la información en donde se eliminó información de animales sin identificación, doble identidad (el mismo animal nacido en dos periodos diferentes), bisexuales (considerados a aquellos que aparecían como machos y hembras, al mismo tiempo), y con número de identificación no entendible o dudoso. Toda la información fue editada y corregida con herramientas de trabajo del archivo de Excel con extensión .xlsx.

El peso al nacimiento de cada alpaca se registró dentro de las primeras 24 horas de nacido, y se usó una balanza portátil con capacidad de 20 kg y con precisión de 50 g. Esta labor es realizada por los pastores y registrada en cuadernos de campo. El peso de vellón de cada animal se registra inmediatamente después de la primera esquila con una balanza digital con precisión de 0.01 Kg, almacenando el manto del vellón junto con las bragas separadas en una bolsa adjunta.

Luego de la edición de la base de datos se colocó a cada animal con la siguiente información en un archivo de Bloc de notas con extensión .txt: Numero de arete de cada animal, arete de su padre, arete de su madre, raza, sexo, color, peso al nacimiento, peso de vellón a la primera esquila, fecha de nacimiento, año de nacimiento, punta y edad a la primera esquila en días.

Luego de esto se procedió a computar la información en el programa Pedigree Viewer y conforme lanzaba resultados con algunos errores, estos se iban subsanando hasta obtener el esquema genealógico sin errores de identificación o de orden. Luego se usó el comando “Inbreeding coefficients” para obtener el coeficiente de consanguinidad de cada individuo.

Luego de procesada la información esta fue guardada en un archivo Excel con extensión .csv, para obtener de manera ordenada toda la información de cada animal, desde el primer fundador hasta el último descendiente. Los años de nacimiento de animales sin registro o fundadores fueron estimados como el año de nacimiento de su primogénito menos 2. Luego de obtenida esta base de datos ordenada, toda la información fue guardada en un archivo de Excel con extensión .xls. Posterior a eso se uso el programa ENDOG 4.8 para procesar toda la información.

3.7. Softwares para el cálculo de coeficientes de consanguinidad

3.7.1. Endog

ENDOG es un programa computacional de genética de poblaciones que conduce muchos análisis demográficos y genéticos sobre la información del pedigrí y puede descargarse gratuitamente mediante el siguiente enlace: http://www.ucm.es/info/prodanim/html/JP_Web.htm#_Endog_3.0:_A. ENDOG ha sido escrito en lenguaje VisuaBasicTM y corre en plataforma de versiones Windows 95/98/2000/NT/XP. Las funciones primarias llevadas a cabo con ENDOG son la computación de coeficientes de consanguinidad individual mediante el algoritmo propuesto por Meuwissen y Luo (1992) y coeficientes de parentesco promedio. ENDOG también

computa para cada individuo el número de generaciones rastreadas, máximo número de generaciones rastreadas y la generación equivalente completas de cada animal (Gutiérrez y Goyache, 2005; Gutiérrez *et al.*, 2003)

La estimación de coeficientes de consanguinidad, usando el método de Meuwissen y Luo (1992), es como se explica a continuación.

Para la estimación de coeficientes de consanguinidad de cada individuo, se descompone la matriz de parentesco genético aditivo $A = LDL'$, en donde L es la matriz triangular más baja conteniendo la fracción de genes que los animales obtienen de sus ancestros, y D es la matriz diagonal conteniendo las varianzas genéticas aditivas dentro de las familias de los animales. Los animales son ordenados siguiendo el orden de sus predecesores, estando los padres antes que la descendencia. Por lo tanto se resume en la siguiente ecuación:

$$A_{ii} = \sum_{j=1}^i L_{ij}^2 D_{jj} ,$$

donde A_{ii} es el i -ésimo elemento de la diagonal de A , el cual es igual al coeficiente de consanguinidad del animal + 1.

Los elementos de L son calculados uno a la vez, mediante el siguiente algoritmo:

Para $j = 1$ a N (todas las columnas de L), entonces $L_{jj} = 1$. Para $i = j + 1$ a N (todos los elementos debajo de la diagonal) entonces $L_{ij} = (L_{pij} + L_{mij})/2$ cuando ambos padres p_i y m_i del individuo i son conocidos, o $L_{ij} = L_{kij}/2$ cuando solo un padre k_i de i es conocido, o $L_{ij} = 0$, cuando ambos padres son desconocidos para cada $i < j$.

Los elementos de D son calculados de la siguiente forma:

$D_{jj} = 1$ cuando ambos padres son desconocidos, o $D_{jj} = 0.75 - (F_{kj}/4)$ cuando solo un padre k_j de j es conocido, o $D_{jj} = 0.5 - [(F_{pj} + F_{mj})/4]$ cuando ambos padres p_j y m_j de j son conocidos, donde F_j denota el coeficiente de consanguinidad del animal j .

Luego de calcular los elementos de la j -ésima columna de L , estos son elevados al cuadrado y multiplicados por D_{jj} . El vector resultante es luego sumado al vector de trabajo. Cuando este procedimiento es realizado en cada columna de L , entonces al final, el vector de trabajo contiene A_{jj} valores. Por lo tanto este algoritmo requiere $N(N + 1)/2$ operaciones.

Cada fila i de L proporciona la fracción de los genes que el animal i recibe de sus ancestros. Por lo tanto, $L_{i-p_i} = L_{i-m_i} = 0.5$, donde p_i y m_i , son el padre y madre de i , respectivamente. Cada fila de L puede formarse mientras se agrega al pedigrí, sumando la mitad de la contribución del actual animal a cada uno de sus padres. La proporción de los genes derivados de un ancestro es:

$$L_{ij} = \sum_{k \in P_j} 1/2 L_{ik} = \sum_{k \in NAC_i \cap P_j} 1/2 L_{ik}$$

donde P_j es el conjunto de números de identificación de la progenie de j y NAC_i es el conjunto de numero de identificaciones de los ancestros de i , incluyendo el mismo animal i . Una vez que cada fila es determinada, las contribuciones de los elementos de A_{ii} se acumulan. La fila i de L y A_{ii} son puestos como ceros al inicio. El algoritmo conserva un rastro de una lista de ancestros de NAC_i , cuya contribución a A_{ii} está por incluirse. Si el padre o la madre son desconocidos $p_i = 0$ y $m_i = 0$, respectivamente. Luego se puede obtener el coeficiente de consanguinidad individual F_i mediante el siguiente calculo:

$F_0 = -1$, para $i = 1$ hasta N (todas la filas de L), $NAC_i = (i)$; $L_{ii} = 1$; $D_{ii} = [1/2 - 1/4(F_{p_i} + F_{m_i})]$; mientras que NAC no sea vacio, $j = \text{máximo}(NAC_i)$ (j es el animal más joven en NAC_i), si p_j es conocido se suma p_j a NAC_i y luego se suma $1/2 L_{ij} + L_{ipj}$. Si la madre es conocida, se agrega m_j a NAC_i y luego se suma $1/2 L_{ij} + L_{imj}$. Se suma $L_{ij}^2 D_{jj} + A_{ii}$ y se quita j de NAC_i obteniendo finalmente el coeficiente de consanguinidad del individuo i mediante $F_i = A_{ii} - 1$

Además, ENDOG permite la estimación del intervalo generacional, definido como la edad promedio de los padres al nacimiento de su progenie mantenido para reproducción, o la edad promedio de los padres al nacimiento de sus hijos (usado para reproducción o no). Ambos parámetros son calculados por cuatro vías: padre-hijo; madre-hijo; padre-hija y madre-hija (Gutiérrez y Goyache, 2005).

Los resultados de ENDOG son re direccionados al archivo de trabajo en programa ACCESS de Microsoft con el nombre de archivo Gener.mdb para facilitar su posterior uso. Además se puede obtener más información de las herramientas del programa mediante archivos de block en extensión .txt, que se crean cuando se realiza determinadas operaciones (Gutiérrez y Goyache, 2005; Gutiérrez *et al.*, 2003).

3.7.2. Pedigree Viewer

El programa Pedigree Viewer (Kinghorn y Kinghorn, 2010), fue creado por Brian y Sandy Kinghorn (Australia) y esta disponible gratuitamente en el siguiente enlace: <http://www-personal.une.edu.au/~bkinghorn/>. El programa corre en los sistemas operativos Microsoft Windows, XP, Vista y Windows 7.

La estructura de la información es almacenada en block de notas con extensión .txt para que pueda ser ingresada al programa y comenzar el ordenamiento de todos los individuos, para la posterior estimación de los coeficientes de consanguinidad. Una vez ordenada la base de datos y estimados los coeficientes de consanguinidad de cada individuo, se puede observar en pantalla la disposición de las generaciones una tras otra, desde el primer antecesor hasta el último. Entre los principales cálculos están los coeficientes de consanguinidad individual, consanguinidad promedio por generación, coancestria entre individuos y mediante el comando “*Mate Selection*”, se puede seleccionar que individuos empadrear, tomando como objetivo aumento de la diversidad genética o merito genético. Los resultados pueden ser mostrados también en formato Excel con extensión .csv y en block de notas con extensión .txt.

El cálculo de los coeficientes de consanguinidad está basado en la disponibilidad de la información de pedigrí. Se ordena la información en forma lineal tomando la identificación de cada individuo, de su padre y de su madre, en tantas líneas como individuos existan. Cuando uno o ambos padres no son conocidos, se designa valor de cero (0). Posteriormente con el uso de una matriz de covarianzas se calcula los respectivos valores tomando en cuenta la covarianza entre cada individuo con cada uno de los padres de otro individuo en la población, formando una matriz por encima de la diagonal mediante la fórmula $Cov_{AB} = 1/2 (Cov_{A \text{ con papá de } B} + Cov_{A \text{ con mamá de } B})$. En la diagonal se usa la covarianza de los padres del individuo mediante la formula $Cov_{AA} = 1 + 1/2 (Cov_{padres \text{ de } A})$. Posteriormente el cálculo de cada coeficiente de consanguinidad individual se obtiene mediante: $F_A = Cov_{AA} - 1$.

3.8. Análisis de pedigrí

Para el análisis del pedigrí se tomaron en cuenta los siguientes parámetros:

Coeficientes de consanguinidad y parentesco

Para estimaciones del cálculo de índices de consanguinidad mediante ENDOG 4.8, se usó el algoritmo de Meuwissen y Luo (1992) y para el promedio de parentesco el algoritmo de Colleau (2002) (Gutiérrez y Goyache, 2005).

Generaciones equivalentes completas

Para el cálculo de número de generaciones equivalentes completas para cada individuo se usó la siguiente fórmula:

$$t_i = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

Donde n es el rango de generaciones de un determinado ancestro (1= padres, 2= abuelos y así sucesivamente) y la sumatoria computada en todos los ancestros conocidos de i (Danchin-Burge *et al.* 2010; McParland *et al.*, 2007).

Intervalo Generacional

El intervalo generacional se calculó con el programa ENDOG 4.8 mediante la siguiente formula a través de 4 rutas de intervalo generacional: padre – hijo (l_{ph}), madre – hijo (l_{mh}), padre – hija (l_{phi}) y madre – hija (l_{mhi}). El intervalo generacional promedio se obtuvo mediante:

$$l = \frac{l_{ph} + l_{mh} + l_{phi} + l_{mhi}}{4}$$

Calculo de la depresión consanguínea

Luego de obtenido todo el pedigrí de la población se tomó en cuenta la información solo de los animales que presentaron al menos 2 generaciones equivalente completas, para el cálculo de depresión consanguínea. Esto dio como resultado 1343 alpacas con generaciones equivalentes completas entre 2.00 y 3.19. Luego mediante el uso de SAS, se realizó el análisis mediante un modelo lineal.

3.9. Análisis estadístico

Para el análisis de la información mediante un modelo lineal, se usó el software SAS (Statistical Analysis System) versión [8] de SAS System para Windows, Copyright® 1999, SAS Institute Inc, Cary, NC, USA. Se consideraron los efectos fijos de sexo, raza, punta y año de nacimiento para peso al nacimiento; y sexo, raza y punta para peso de vellón. Todos estos como variables de clase. Para peso al nacimiento se incluyó la edad de la madre y el coeficiente de consanguinidad individual como variables continuas del modelo lineal. Para peso de vellón se incluyó los días a la primera esquila y el coeficiente de consanguinidad como las variables continuas. Se consideró como efecto negativo relevante de la

consanguinidad cuando el peso al nacimiento y el peso del vellón, tenían una disminución en más de 2% del promedio para ambos caracteres, por cada 1% de consanguinidad individual. Para el cálculo de diferencias significativas de los parámetros estimados se usó un $p < 0.05$.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Estructura de la población y resumen de análisis estadístico de pedigrí

La base de datos utilizada en la presente investigación consta de 12493 alpacas, de los cuales un resumen de su conformación se puede observar en la Cuadro 4.1. Los padres y madres no listadas corresponden a los ancestros fundadores de los cuales no se conocen sus progenitores. La mayor cantidad de alpacas que fueron madres (29.97%) en comparación a la de los padres (5.10%), es de esperarse por el sistema de manejo reproductivo que se usa en esta especie, que es el empadre controlado estacional. El máximo tamaño familiar paternal indica un padre o madre que tuvo mayor progenie en su vida reproductiva. Además, en la figura 4.1 se observa la proporción de progenitores conocidos en todo el pedigrí hasta la generación de abuelos.

Cuadro 4.1. Resumen del registro de la población

Número de registros en el archivo	10279
Número de padres no listados	395
Números de madres no listadas	1819
Número total de padres	637
Número total de madres	3744
Máximo tamaño familiar paternal	132
Máximo tamaño familiar maternal	16
Número total de individuos en el pedigrí	12493
Número de individuos en la población de referencia	1343

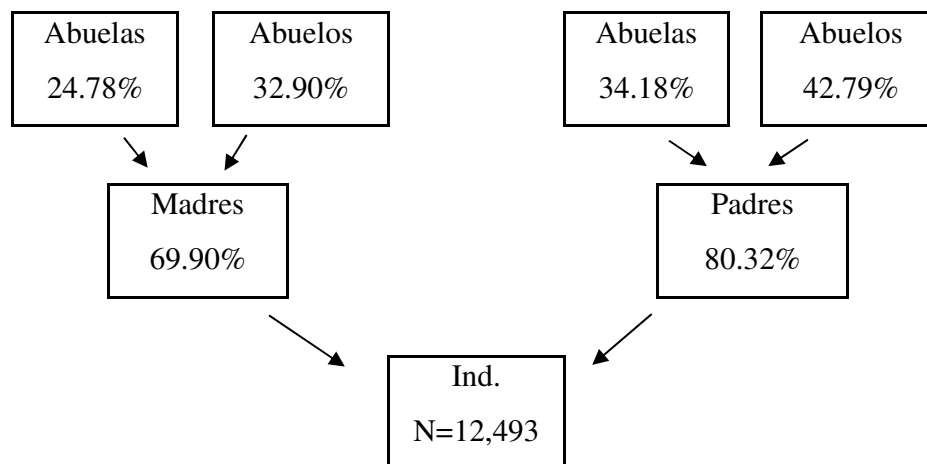


Figura 4.1. Porcentaje de ancestros conocidos en todo el pedigrí hasta dos generaciones anteriores

Según el Cuadro 4.2, se encontró una población base de 3842 alpacas, pero la población de referencia está basada en los individuos con ambos padres conocidos, siendo esta de 8651. El promedio de generaciones equivalentes es de 1.14, siendo esta muy baja, debido principalmente a la falta de información de antecesores de la mayoría de individuos (Cuadro 4.2).

La consanguinidad promedio en toda la población es de 0.17% (Cuadro 4.2), siendo incluso más bajo que los encontrados en ganado vacuno criollo colombiano, entre 0.18% y 1.22% y los encontrados en ganado Guzerat con un promedio de 1.75% (Panetto *et al.*, 2010). Este bajo valor puede ser debido al uso del empadre controlado como programa de reproducción, el cual reduce en forma efectiva los niveles de consanguinidad en la población, en comparación a la inseminación artificial, sin necesariamente sacrificar el progreso genético, aunque no debe descartarse que solo el uso de animales seleccionados, usando inseminación artificial o transferencia embrionaria, puede incrementar el progreso genético (Kuehn *et al.*, 2008), e incluso mediante el uso del apareamiento por mínima coancestría (Caballero *et al.*, 1996). Sin embargo, debe de tomarse en cuenta que este

resultado es determinado solo en base a la información del pedigrí obtenido hasta el 2012, pudiendo ser incluso mayor aunque improbable que supere estos valores referenciales.

Cuadro 4.2. Resumen estadístico del análisis del pedigrí en la población de alpacas

Variable	
Número de animales (todo el registro)	12493
Población base (1 o más padres desconocidos)	3842
Población de referencia (ambos padres conocidos)	8651
Número de ancestros que contribuyen a la población de referencia	2326
Promedio de generaciones equivalentes completas (todo el pedigrí)	1.14
Incremento en la consanguinidad por generaciones equivalentes, %	0.23
N_e calculado por incremento de la consanguinidad por generación equivalente completa	213.13
Parentesco promedio, %	0.17
Consanguinidad promedio (todo el pedigrí), %	0.17
Máximo coeficiente de consanguinidad, %	25
Mínimo coeficiente de consanguinidad, %	0
Animales consanguíneos, %	1.10
Consanguinidad promedio en animales consanguíneos, %	15
Número efectivo de fundadores/ancestros en la población de referencia	395/370
Número de ancestros que explican el 50% del pool genético	144
Número de empadres entre hermanos (%)	5 (0.04)
Número de empadres entre medios hermanos (%)	66 (0.53)
Número de empadres entre padres-hijos (%)	38 (0.30)
Edad promedio de los padres cuando nacen sus hijos, en años (en todo el pedigrí)	5.94

La tasa de incremento de consanguinidad en la población, corregida por generaciones equivalentes, es de 0.23% (Cuadro 4.2), el cual es menor del máximo recomendado por FAO (1998), que es 1% o incluso menor al 0.5% recomendado por Cleveland *et al.* (2005). Además, en estudios hechos en ovinos Texel, Shropshire y Oxford Down se han encontrado tasas de consanguinidad de 1.0, 1.1 y 1.0 %, respectivamente, estando muy cerca de los niveles máximos permitidos, sin afectar significativamente la ganancia genética de la población (Li *et al.*, 2009).

El máximo coeficiente de consanguinidad encontrado fue de 25% lo cual indica que por razones de manejo o falla en el momento de registrar los empadres, pudo ocurrir el apareamiento de padres con sus hijas o madres con sus hijos, sin embargo, este valor puede ser aún mayor, tomando en cuenta mayor información del pedigrí.

Estos casos de empadres entre parientes, es posible que ocurran tomando en cuenta que el intervalo generacional de las alpacas en esta población es bastante elevado (aproximadamente 6 años), y la sobre posición de generaciones, es de esperarse, ya que las hembras tienen progeñe más temprano que los machos, tal como ocurre en ciervos rojos (Marshall *et al.*, 2002), pudiendo criarse en un mismo periodo de tiempo 2 o 3 generaciones en el rebaño, como se aprecia en la figura 4.2.

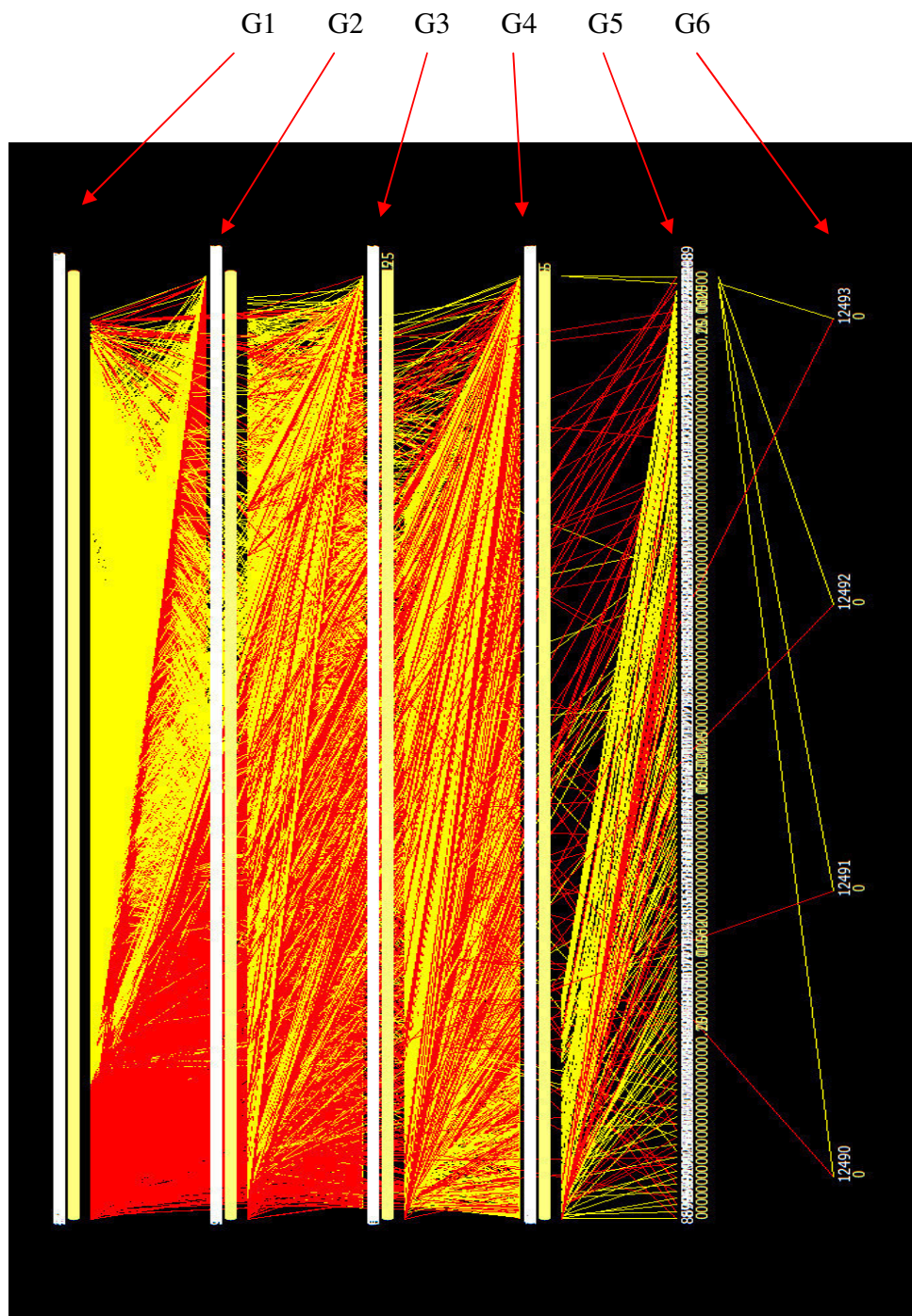


Figura 4.2. Diagramación del pedigree completo, denotado por flechas rojas como la línea paterna y flechas amarillas como la línea materna, en seis generaciones máximas (G1-G6). En la sexta generación (G6) se observan solo 4 alpacas por sobre posición de generaciones.

4.2. Coeficientes de consanguinidad individual

En toda la población se observó solo 1.1% de animales consanguíneos (Cuadro 4.2). Esto puede ser debido principalmente a la poca profundidad del pedigrí encontrado, ya que en el cálculo de coeficientes de consanguinidad, mientras más información se pueda encontrar de los antecesores, mas oportunidad habrá de hallar coeficientes de consanguinidad mayores a cero. En esta población, solo existe un 80% de padres conocidos y hasta 42.79% de abuelos conocidos, por parte de línea paterna. En el caso de hembras los porcentajes son aun menores (Figura 4.1). Por ello, este bajo porcentaje de animales consanguíneos, no es en todo sentido real, y más información de registros genealógicos debe ser procesada para obtener estimados de coeficientes de consanguinidad más confiables.

Dentro de los animales consanguíneos, existe en promedio un coeficiente de consanguinidad de 15% (Cuadro 4.2), siendo esto explicado principalmente por el empadre entre medios hermanos y entre padres e hijos, aunque en toda la población estos empadres se presentan en una proporción muy baja (menos de 1%). Según el Cuadro 4.3, en las generaciones 1 y 2 no se encuentran animales consanguíneos, pero en las generaciones 3, 4 y 5 los coeficientes de consanguinidad aumentan en el tiempo. Esto es de esperarse debido a que conforme aumenta la información en el tiempo, los coeficientes de consanguinidad son mayores. Sin embargo entre las generaciones consanguíneas los coeficientes tienden a disminuir.

Como se aprecia en el Cuadro 4.3, entre las generaciones 3 y 4, se observa una diferencia de 0.03% y entre las generaciones 4 y 5 una diferencia de 0.13%, lo que es de esperarse por el aumento en la información de antecesores conocidos. Sin embargo dentro de solo los animales consanguíneos, entre las generaciones 3 y 4 la diferencia es de 3.53% y entre las generaciones 4 y 5 es de 1.99%. Esta diferencia tiene una tendencia a la disminución entre cada generación, posiblemente explicado por el programa de mejoramiento genético que se realiza en el fundo Mallkini o una disminución de la cantidad de animales longevos, dando la posibilidad de impedir empadres entre padres e hijos, aunque estas suposiciones solo

pueden ser tomadas en cuenta cuando se obtenga más información en las siguientes generaciones.

Cuadro 4.3. Individuos (N), consanguinidad promedio (F), individuos consanguíneos (N_F) y promedio de consanguinidad dentro de individuos consanguíneos (F_N) para cada generación, en %

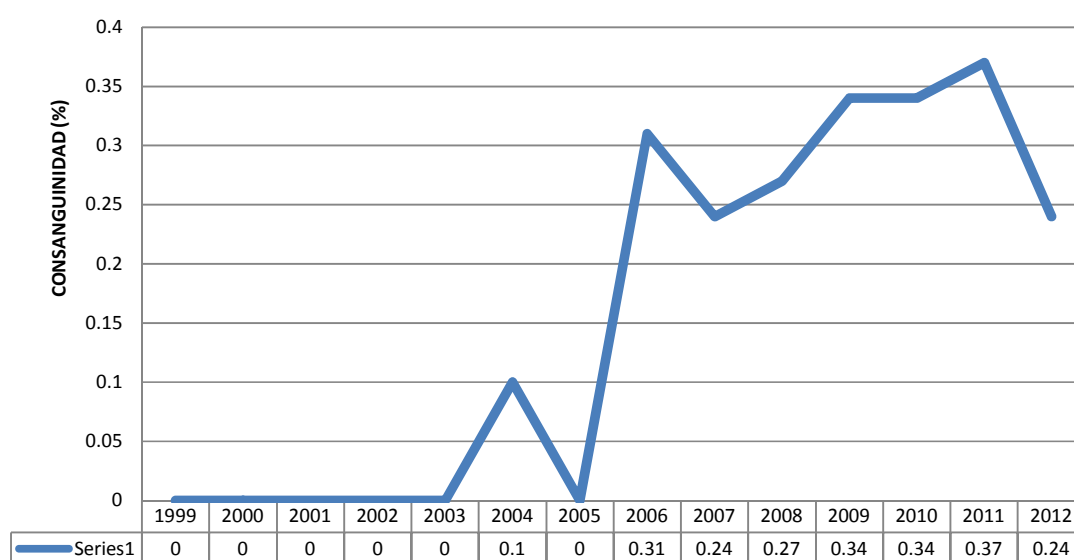
Generación	N	F	N _F	F _N
1	2378	0	0	0
2	3860	0	0	0
3	4079	0.32	1.89	16.72
4	2032	0.35	2.66	13.19
5	140	0.48	4.29	11.20
6	4	0	0	0

4.3. Tendencia anual de la consanguinidad

La tendencia de consanguinidad entre los años 1999 hasta 2012 son presentados en la figura 4.3. Los valores en el eje Y representa los valores de coeficientes de consanguinidad individual promedio en la población y en el eje X, el año de nacimiento. Excepto para los animales nacidos hasta el 2003, donde la consanguinidad es cero debido a la no disponibilidad de información del pedigrí, hubo una tendencia continua ascendente en los niveles promedios de consanguinidad. Esta tendencia es muy similar a la encontrada durante 18 años en una población de ovinos de Pakistan (Akhtar *et al.*, 2000), en donde se encontró una consanguinidad promedio en toda la población de 1.16% y un valor máximo de consanguinidad de 31.25%, de un registro total de 5252 individuos. Caso similar ocurre en una población de 400 marranas en donde la tasa de incremento de consanguinidad es entre 0.3 a 0.6% por año (Rathje, 2000). Esto indicaría que una mayor cantidad de generaciones permitiría encontrar más individuos consanguíneos y mayores valores de consanguinidad en esta población de alpacas.

A partir del año 2006 se observa un aumento promedio de la consanguinidad con una disminución en el año 2007 y posteriormente incrementos constantes hasta el año 2011. Esto es de esperarse debido a mayor información genealógica disponible para el cálculo de los coeficientes de consanguinidad. A partir del año 2012, se observa una reducción bastante pronunciada en la consanguinidad promedio de la población, lo cual puede ser explicado por el incremento de la presión de selección debido a la implementación de un nuevo programa de mejoramiento genético junto con el incremento de la información del pedigrí

FIGURA 4.3. CONSANGUINIDAD PROMEDIO ANUAL (%)



4.4. Generaciones equivalentes e Intervalo generacional

Existe un promedio de generaciones equivalentes de 1.14 en toda la población (Cuadro 4.2). Sin embargo, para la estimación de depresión consanguínea solo se tomaron en cuenta las alpacas con al menos dos generaciones equivalentes, encontrándose hasta 3.1875 generaciones equivalentes. Debido a la gran cantidad de individuos con valores de consanguinidad cero, las generaciones equivalentes permiten separar aquellos individuos con un valor de cero debido a la falta de información del pedigrí, de los individuos que si tienen valor de cero pero con algún porcentaje del pedigrí conocido.

El intervalo generacional (años promedio \pm error estándar) en toda la población, solo para machos y solo para hembras fueron de 5.938 ± 0.017 ; 6.319 ± 0.034 y 5.606 ± 0.034 , respectivamente (Cuadro 4.4). Resultado diferente a la que existe en otras especies como ganado de carne australiano en donde el intervalo generacional de las madres (6.35) es mayor que el de los padres (4.19) (Cañon *et al.*, 1994) o en ovinos Xalda, donde también se observa un intervalo más corto en machos (2.7) que en hembras (3.11) (Goyache *et al.*, 2003). En estas especies, esto puede explicarse por el hecho de que se realiza un reemplazo bastante rápido de los machos reproductores, uso de técnicas de inseminación artificial con semen de machos jóvenes o mantener a las hembras para obtener mayor información de su rendimiento reproductivo.

En esta investigación (Cuadro 4.4) ocurrió diferente, en donde el intervalo generacional fue superior para machos (6.31 y 6.33 años) que para hembras (5.62 y 5.59 años) y mayor en alpacas Huacaya (5.98 años) que en alpacas Suri (5.79). Estos resultados pueden estar relacionados al hecho que los machos alcanzan la madurez sexual al menos en promedio, un año después que las hembras y también son usados para reproducción por largos periodos de tiempo, más que las hembras.

Tomando en cuenta la mayor población de las alpacas Huacaya, las alpacas Suri son también mantenidas por menor tiempo debido posiblemente a la poca disponibilidad de machos lo que hace que se reemplacen más tempranamente que la Huacaya. Cabe resaltar

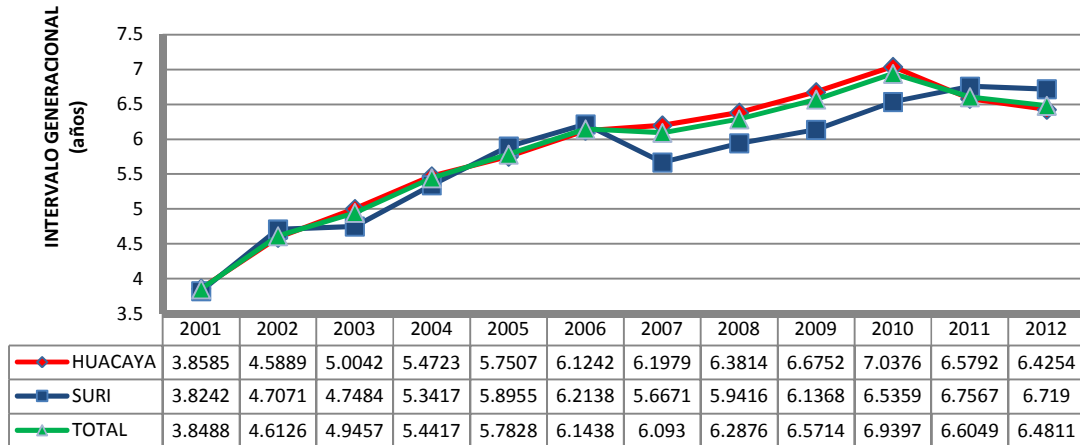
que no existen diferencias entre el intervalo generacional de las alpacas de color y las blancas lo cual puede ser debido al mismo criterio de selección y mejoramiento genético, sin tomar en cuenta el color del vellón, permitiendo de esa manera conservar e incrementar la diversidad genética de las alpacas de color.

Cuadro 4.4. Número de individuos (N), Intervalo generacional en años (IG¹) y error estándar (ES) de toda la población de alpacas, por raza y color, en diferentes rutas de padres e hijos

		Padre-Hijos	Padre-Hijas	Madre-Hijos	Madre-Hijas	Total
Todas las alpacas	N	4439	4293	5090	4944	18766
	IG	6.31	6.33	5.62	5.59	5.93
	ES	0.03	0.03	0.03	0.03	0.02
Suri	N	905	897	1017	990	3809
	IG	5.94	6.05	5.65	5.54	5.79
	ES	0.06	0.06	0.08	0.07	0.03
Huacaya	N	3534	3396	4073	3954	14957
	IG	6.40	6.41	5.61	5.601	5.98
	ES	0.04	0.04	0.04	0.04	0.02
Blancos	N	3860	3684	4413	4249	16206
	IG	6.30	6.35	5.63	5.59	5.94
	ES	0.04	0.04	0.04	0.04	0.02
Colores	N	579	609	677	695	2560
	IG	6.36	6.23	5.52	5.61	5.90
	ES	0.09	0.09	0.10	0.10	0.05

¹: Edad promedio de los padres cuando nacen sus hijos

FIGURA 4.4. Intervalo Generacional Por Año



4.5. Análisis de varianza de los modelos lineales propuestos.

Para la estimación de componentes de varianza de cada variable se usó el método de máxima verosimilitud restringida (REML). Para el cálculo de los estimados de los parámetros de cada variable se usó el comando PROC MIXED del sistema estadístico SAS.

4.5.1. Para peso al nacimiento

Para el modelo se consideraron al sexo, año de nacimiento, raza y punta como clases de los efectos fijos del modelo lineal. La edad de la madre y el coeficiente de consanguinidad son las variables continuas que se incluyen como variables explicativas de la variable respuesta.

El modelo lineal es:

$$\begin{aligned} \text{Peso Nac.} = & \beta_0 + \beta_i(\text{Sexo}) + \beta_j(\text{Raza}) + \beta_k(\text{Edad madre}) + \beta_l(\text{Año Nacimiento}) \\ & + \beta_m(\text{Punta}) + \beta_n(\text{Consanguinidad}) + \varepsilon \end{aligned}$$

donde β_0 es el parámetro estimado del intercepto; β_i , β_j , β_k , β_l , β_m y β_n , los parámetros estimados de cada variable del modelo y ε el efecto residual.

Se realizó el análisis de varianza con $n = 1337$ observaciones obteniendo los siguientes resultados:

Cuadro 4.5. Parámetros estimados " β ", resultado de la prueba estadística " t ", significancia de cada nivel de los efectos fijos ($p > |t|$) y prueba estadística " F " para cada efecto fijo del modelo propuesto para peso al nacimiento.

Variable	Niveles	Estimado (β)	Error Estándar	t value	p > t	p > F
Raza	1	-0.09307	0.2675	-0.35	0.7280	0.7280
	2	0	-	-	-	
Sexo	1	0.06571	0.0584	1.12	0.2609	0.2609
	2	0	-	-	-	
Edad de madre	-	0.2029	0.0161	12.59	<0.0001	<0.0001
Año	1	-1.1182	0.6392	-1.75	0.0805	<0.0001
	2	-0.6212	0.2876	-2.16	0.0309	
	3	0.1005	0.2524	0.4	0.6906	
	4	-0.1579	0.1576	-1	0.3165	
	5	-0.1664	0.1007	-1.65	0.0986	
	6	0.0046	0.0826	0.06	0.9552	
	7	-0.4956	0.0750	-6.6	<0.0001	
	8	0	-	-	-	
Punta	1	-1.0026	0.2670	-3.76	0.0002	0.0018
	2	-0.9691	0.2648	-3.66	0.0003	
	3	-1.0292	0.2660	-3.87	0.0001	
	4	0	-	-	-	
Coef. consanguinidad	-	-0.00418	0.0067	-0.63	0.5319	0.5319

Con respecto a los efectos fijos “Raza” y “Sexo”, existe evidencia de que los estimados para los parámetros del modelo no son significativos, por lo tanto no tiene efecto sobre diferencias en el peso al nacimiento de los individuos. Con respecto al efecto del sexo se confirma lo encontrado por García y Leyva (2007), en donde no encontraron efecto del sexo sobre el peso al nacimiento. En lo que se refiere a raza, no existe un efecto definido sobre el peso al nacimiento pero una mayor cantidad de datos son necesarios para obtener resultados más concluyentes, ya que en la población en estudio, la mayoría son de raza Huacaya.

Para el caso del efecto fijo de “Punta”, si hay evidencia de la existencia de un estimado del parámetro que es significativo y puede influir en el peso al nacimiento. Esto puede deberse a diferencias en el manejo que existe entre cada punta, quizá debido a diferentes criterios de manejo de cada pastor, condiciones de pastizal donde se alimentan las alpacas o presencia de factores ambientales específicos que afecten el crecimiento de la cría antes del parto y su peso al nacimiento, en la respectiva punta. El efecto que existe en cada punta de manejo es muy similar a lo encontrado en ovinos Merino por Butcher *et al.* (1964) y Ercanbrack y Knight (1991), dando a entender que su inclusión como factor de variabilidad en el peso al nacimiento, es recomendable.

Para la variable “Edad de la madre” existe evidencia altamente significativa de su efecto sobre el peso al nacimiento, por lo tanto se puede afirmar que la edad de la madre tiene una influencia directa sobre el peso al nacimiento de la cría. Para el presente trabajo se encontró un valor de $\beta_k = 0.203$ para el estimado del parámetro, lo cual se puede interpretar como un incremento en el peso al nacimiento, conforme se incrementa la edad de la madre.

Este resultado confirma lo encontrado por García y Leyva (2007), en donde se observó que llamas de mayor edad y número de partos permiten un mejor desarrollo de la cría y por lo tanto, un mayor peso al nacimiento, aunque no se limita este aspecto solo a camélidos. En estudios hechos en ovinos Merino por Ercanbrack y Knight (1991), también se encontró un efecto significativo de la edad de la madre con el peso al nacimiento de corderos.

De igual forma, en terneros de raza cárnica, se observó que la edad de la madre tuvo influencia sobre el peso al nacimiento, siendo las madres jóvenes quienes parieron terneros con mayor peso, que las vacas longevas (Burris y Blunn, 1952).

Estos resultados nos indican que en el caso de camélidos, aunque una madre de mayor edad tiene crías con mayor peso, también pueden existir madres muy viejas que produzcan crías con bajo peso, por lo cual debe de tomarse en consideración.

Para el caso del efecto “Año de nacimiento”, se encontró un efecto altamente significativo ($p < 0.0001$), el cual influye sobre el peso al nacimiento de las crías, el cual está muy relacionado a las condiciones de alimentación de la madre. Este resultado es similar al encontrado en terneros por Varona *et al.* (1999), en donde concluyeron que el medio ambiente tiene una influencia muy marcada sobre el desarrollo y crecimiento del feto hasta su nacimiento.

Para el caso de camélidos, este aspecto es muy importante a considerar ya que en la actualidad existen diferencias muy marcadas entre un año y otro, lo cual hace que las condiciones ambientales sean muy variables, por el cambio en la temperatura y la presencia o ausencia de lluvias.

Con respecto al “Coeficiente de consanguinidad” de cada individuo, no existe un efecto significativo sobre el peso al nacimiento en la población de alpacas en estudio. Este resultado es contrario a lo encontrado en ovinos Merino, Targhee y Columbia por Ercanbrack y Knight (1991), en donde si existió un efecto significativo del coeficiente de consanguinidad individual sobre el peso al nacimiento pero bastante bajo. Sin embargo, es de considerar que dicho efecto fue encontrado con coeficientes de consanguinidad mayores a 20%

Esto puede deberse a que en el presente estudio se encontró poca cantidad de animales con coeficientes de consanguinidad mayores a cero (10.20%) y un coeficiente de consanguinidad individual máximo de 25%.

4.5.2. Para peso de vellón

Para este carácter se consideraron a la raza, sexo y punta como clases de los efectos fijos del modelo lineal. Los días a la primera esquila y el coeficiente de consanguinidad son las variables continuas que se incluyen como variables explicativas de la variable respuesta. El modelo lineal es:

$$\text{Peso vellón} = \beta_0 + \beta_i(\text{Raza}) + \beta_j(\text{Sexo}) + \beta_k(\text{Punta}) + \beta_l(\text{Días 1}^{\text{ra}} \text{ esquila}) + \beta_m(\text{Consanguinidad}) + \varepsilon$$

donde β_0 es el parámetro estimado del intercepto; β_i , β_j , β_k , β_l y β_m , los parámetros estimados de cada variable del modelo y ε el efecto residual.

Se realizó el análisis de varianza con $n = 408$ observaciones obteniendo los siguientes resultados:

Cuadro 4.6. Parámetros estimados " β ", resultado de la prueba estadística "t", significancia de cada nivel de los efectos fijos ($p > |t|$) y prueba estadística "F" para cada efecto fijo del modelo propuesto para peso de vellón.

Variable	Niveles	Estimado (β)	Error Estándar	t value	p > t	p > F
Raza	1	-0.1666	0.1320	-1.26	0.2076	0.2076
	2	0	-	-	-	
Sexo	1	0.1043	0.0312	3.34	0.0009	0.0009
	2	0	-	-	-	
Punta	1	0.1510	0.1325	1.14	0.2553	0.4918
	2	0.1019	0.1303	0.78	0.4347	
	3	0.1396	0.1312	1.06	0.2882	
	4	0	-	-	-	
Días a la 1 ^{ra} esquila	-	0.00220	0.0004	4.85	<0.0001	<0.0001
Coef. consanguinidad	-	-0.01107	0.0037	-3.03	0.0026	0.0026

Para los efectos “Raza” y “Punta”, existe evidencia de que los estimados para los parámetros del modelo no son significativos, por lo tanto no tiene efecto sobre diferencias en el peso de vellón a la primera esquila de los individuos. Una razón para no encontrar esta diferencia puede deberse a que en todas las alpacas de la población, el peso de vellón a la primera esquila es uno de los criterios de selección del fundo, sin sesgar por raza o punta de manejo.

En el caso del efecto de “Sexo”, si existe efecto sobre el peso de vellón, siendo el peso de vellón de machos mayor que el peso de vellón de hembras. Para el presente estudio, los machos tienen en promedio un peso de vellón a la primera esquila de 1.72 kg y las hembras 1.60 kg existiendo diferencia significativa entre ambos ($p=0.03$).

En el caso del peso de vellón, esta diferencia tiene relación con la diferencia en el peso corporal, según el sexo, siendo los machos quienes presentan mayor peso corporal que las hembras (Bustinza, 2001), lo que significa que los machos son mas grandes a la primera esquila y por lo tanto tienen mayor área superficial para el crecimiento de la fibra del vellón.

Para la variable “Días a la primera esquila” existe evidencia altamente significativa de su efecto sobre peso de vellón, por lo tanto se puede afirmar que los días al momento de la primera esquila tienen un efecto sobre el peso de vellón en esta población. El estimador del parámetro tiene un valor de $\beta_l = 0.0022$, lo cual se puede interpretar como un incremento de peso de vellón a la primera esquila, conforme se incrementan los días hasta la esquila, lo que es de esperar ya que la fibra tiene crecimiento de manera continua.

Con respecto al “Coeficiente de consanguinidad” de cada individuo, existe efecto significativo sobre el peso de vellón en la población en estudio. Resultados similares se han observado para el mismo carácter en estudios hechos en ovinos por Ercanbrack y Knight (1991) y Lamberson et al. (1982), lo que se puede afirmar que si existe un efecto del coeficiente de consanguinidad individual sobre el peso de vellón, por lo que un caso de depresión consanguínea para este carácter puede ser calculado.

4.6. Depresión consanguínea

Para el estudio de la depresión consanguínea se trabajó con los animales que contaban con al menos 2 generaciones equivalentes. Este valor es obtenido tomando en cuenta la información reunida en 12 años y un intervalo generacional de 6 años, lo cual proporciona en promedio, 2 generaciones de estudio. Esto dio como resultado 1342 animales que se usaron en el procesamiento de datos. Los valores de rangos de consanguinidad según la raza, se muestran en la Cuadro 4.7.

Cuadro 4.7. Frecuencias absolutas y relativas (%) de alpacas Huacaya y Suri según rango de consanguinidad (Fx)

Rango de consanguinidad	Huacaya		Suri	
	N	%	N	%
$F = 0$	1033	91.66	172	80.00
$0 < F < 6.25\%$	4	0.35	0	0.00
$6.25\% \leq F < 12.5\%$	13	1.15	10	4.65
$F \geq 12.5\%$	77	6.83	33	15.35

Como se puede apreciar, la tendencia de frecuencia de animales con coeficientes de consanguinidad mayores a cero, es bastante baja, en ambos casos, aunque se sigue manteniendo una mayor proporción de animales consanguíneos en la raza Suri. La razón para seguir encontrando bajos niveles de consanguinidad, aunque referenciales tomando en cuenta la profundidad del pedigrí, puede deberse al manejo de sub poblaciones, tomando en cuenta que en este fundo donde se desarrollo el estudio, los animales están separados en puntas o rebaños de características similares y los empadres son controlados, evitando de esa manera un aumento en la consanguinidad promedio de la población, en comparación si

se hubiese permitido un empadre aleatorio, lo que si puede causar un incremento en los valores de consanguinidad.

Estos resultados confirman lo mencionado por Cervantes *et al.* (2011) y Santana *et al.* (2012), en la cual refieren que en la estructura de una población, el uso de sub poblaciones para el empadre y buenos programas de selección, afectan grandemente el incremento de los coeficientes de consanguinidad mientras que el coeficiente de coancestría queda estable. Incluso pudo darse el caso que en algunos empadres se haya tomado en cuenta la mínima coancestría lo que hace que los incrementos en los coeficientes de consanguinidad sean aun menores.

Otro factor a tomar en consideración, que explica una baja tasa de consanguinidad es el uso de monta natural en lugar de la inseminación artificial ya que se sabe que la primera reduce la consanguinidad mas efectivamente que la inseminación artificial, y comparable a la intensidad de selección, puede producir el mismo nivel de ganancia genética. Sin embargo, si solo los mejores animales son seleccionados, la ganancia genética usando inseminación artificial debería probablemente ser superior (Kuehn *et al.*, 2008).

Para la población en estudio, se encontró un promedio y desviación estándar para los coeficientes de peso al nacimiento y peso de vellón de 6.91 ± 0.12 Kg y 1.76 ± 0.31 Kg, respectivamente (Cuadro 4.8). El coeficiente de correlación fenotípica (r) entre ambos caracteres, mostró un $r = 0.12$ con un $p < 0.0001$, para la población en estudio. Esto significa que el peso al nacimiento y peso de vellón tienen una asociación positiva pero débil, pudiendo considerarse como caracteres independientes. Estos resultados son mucho menores a los citados por Fernández-Baca (1991) y encontrados por Cordero *et al.* (2011), en donde se encontró una correlación fenotípica de entre 0.40 y 0.67, para estos dos caracteres.

Cuadro 4.8. Promedio y desviación estándar de cada carácter (Prom. \pm Desv. Std), coeficientes de regresión de coeficientes de consanguinidad (β), error estándar de " β " (ES) y su resultado de la prueba de significancia (p), a un intervalo de confianza de 95%, para peso al nacimiento y peso de vellón.

Carácter	Prom. \pm Desv. Std	Coeficientes regresión (β)	ES	p	Intervalo de confianza 95%	
Peso nacimiento (Kg)	6.93 \pm 0.12	-0.00418	0.006	0.530	< -0.0173	0.0089 >
Peso vellón (Kg)	1.76 \pm 0.31	-0.01107	0.004	0.002	< -0.0183	-0.0038 >

Aunque la correlación entre peso al nacimiento y peso de vellón sucio no es muy alta, la selección tomando en cuenta el peso al nacimiento favorecerá el incremento de peso de vellón sucio a la primera esquila, lo cual se traducirá en mayores ingresos al productor. Cabe resaltar que la principal razón de la importancia del peso al nacimiento radica en la alta correlación con el peso al destete y consecuentemente con la sobrevivencia de las crías (García y Leyva, 2007), lo cual en el futuro puede obtenerse más crías logradas destetadas y gracias a ello, mayor número de vellones en el hato, a la primera esquila.

Para el coeficiente de regresión del coeficiente de consanguinidad sobre el peso al nacimiento, se observó que por cada 1% de incremento de la consanguinidad el peso al nacimiento disminuyó en 0.00418 Kg o 4.18 gramos (Cuadro 4.8). En porcentaje esto representa una disminución de 0.07%, lo cual demuestra que tiene un efecto casi nulo sobre este carácter aunque debe de tomarse en cuenta que el coeficiente de regresión puede tener valor de cero ($p=0.53$), quizá debido a la poca cantidad de información que permita obtener resultados concluyentes.

Resultados similares fueron encontrados en ovinos donde por cada 1% de consanguinidad individual el peso al nacimiento de los corderos se redujo solo en 0.9 gramos (Akhtar *et al.*, 2000). Estos resultados son contrarios a los presentados por McParland *et al.* (2008), donde mencionan que en ovinos, los caracteres en el momento temprano de la vida, como peso al

nacimiento, son más susceptibles de sufrir depresión consanguínea, en comparación a los caracteres pos destete.

Entre las explicaciones para no encontrar efecto de depresión consanguínea en peso al nacimiento puede ser debido al bajo promedio de los caracteres (menores a 7 kg) combinado con una baja cantidad de información genealógica y variación en la consanguinidad. También puede sugerirse el efecto del ambiente en donde se crían estos animales, ya que se sabe que en condiciones adversas, los caracteres productivos sufren mayor depresión consanguínea, (McParland *et al.*, 2008; Lamberson *et al.*, 1982), sin embargo, en la zona de donde se obtuvieron los datos, el uso eficiente de cobertizos, conservación de pastos naturales y uso de pastos cultivados, pueden haber influido a generar un ambiente menos severo y por consiguiente los efectos de la depresión consanguínea podrían ser menos significativos.

Otra razón puede ser que en el peso al nacimiento responde a una selección correlacionada con el peso de vellón a largo plazo y en combinación con un buen ambiente nutricional, podría haber enmascarado cualquier efecto negativo de la consanguinidad, tanto en caracteres de crecimiento como en producción, tal como se observó en ovinos Hampshire Down por Lamberson *et al.* (1982).

Estudios hechos por Akhtar *et al.* (2000) en ovejas pakistanís, observaron que los caracteres de crecimiento pre y pos destete disminuyeron con el incremento de la consanguinidad pero la disminución no alcanzó un nivel de significancia del 5%. (Por cada 1 % de consanguinidad se observaron una disminución de 0.0013 Kg y 0.0009 Kg para peso de vellón y peso al nacimiento, respectivamente).

Para el coeficiente de regresión del coeficiente de consanguinidad sobre el peso de vellón se observa que por cada 1% de incremento en la consanguinidad individual, el peso de vellón disminuye en 0.01107 Kg o 11.07 gramos (Cuadro 4.8.). En porcentaje, esto representa una reducción de 0.63%. En este caso, si se puede considerar un valor real ya que el coeficiente de regresión es diferente de cero ($p=0.002$), pero resulta ser de un efecto

muy bajo (menos del 2%). Resultados similares fueron encontrados en ovinos locales por Akhtar *et al.* (2000) en donde por cada 1% de consanguinidad individual el peso de vellón a la primera esquila se redujo en 1.3 gramos, menor a lo encontrado en esta investigación. Resultados similares se observaron en ovinos Merino francés, Targhee y Columbia en donde por cada 1% de consanguinidad individual, el peso de vellón disminuyó en 80, 140 y 2 gramos, respectivamente (Ercanbrack y Knight, 1991).

Como se observa, para ambos caracteres existe muy poco efecto de la depresión consanguínea. En otras especies como el Angus rojo (Márquez *et al.*, 2010), con un promedio de consanguinidad menor a 1%, tampoco se han encontrado efecto significativo de la consanguinidad sobre caracteres productivos y es posible recién encontrar casos de depresión consanguínea que afecta drásticamente la producción en vacunos Hereford con coeficientes de consanguinidad mayores a 20% (Cleveland *et al.* 2005).

Aunque los valores de depresión consanguínea tienden a no tener un efecto significativo sobre el peso al nacimiento y peso de vellón, es posible confirmar las investigaciones encontradas acerca de la depresión consanguínea sobre caracteres productivos, en donde caracteres con mayores valores de heredabilidad tienen menos efecto de la depresión consanguínea y caracteres con poca heredabilidad, son más propensos a un efecto de la depresión consanguínea en la mayoría de especies (Carrillo y Siewerdt, 2010; Davis y Simmen, 2010).

De acuerdo a estudios hechos en alpacas por Paredes-Peralta *et al.* (2011), encontraron valores de heredabilidad para peso de vellón sucio, principalmente entre a 0.21 +/- 0.01 a 0.35 +/- 0.02. Para peso de vellón a la primera esquila en alpacas, los rangos de heredabilidad están entre 0.09 (Gutiérrez *et al.*, 2009b) a 0.46 (Paredes-Peralta *et al.* 2011; Pérez-Cabal *et al.*, 2010), similares a los mencionados en ovinos con valores de heredabilidad promedio de peso de vellón sucio alrededor de 0.21 a 0.35 (Gutiérrez *et al.*, 2009b).

Para el caso de peso al nacimiento de alpacas, se sabe que existe una heredabilidad de entre 0.32 a 0.53 (Bustinza *et al.* 1988, García y Leyva, 2007) e incluso en llamas se ha encontrado valor de heredabilidad de 0.59 (García y Leyva, 2007).

Tomando en cuenta los valores referenciales mostrados, el valor de heredabilidad para peso de vellón sucio tiende a ser siempre menor que el peso al nacimiento, por lo que es posible asumir que el peso de vellón es un carácter que tiene un componente de dominancia que lo hace más sensible a la depresión consanguínea que el peso al nacimiento, en los loci correspondientes al carácter, tal como lo propone Curik *et al.* (2003) de acuerdo a estudios hechos en caballos lipizanos.

Al igual que los caracteres de reproducción, el peso de vellón parece estar más influenciado por los efectos ambientales, y el efecto de la depresión consanguínea parece estar poco o nada afectado, pero más estudios sobre este tema incluyendo mas información de caracteres productivos de importancia económica y tomar en cuenta el efecto de consanguinidad de la madre, son necesarios para determinar más eficazmente el efecto de la depresión consanguínea.

Tomando en cuenta que el principal criterio de selección de las alpacas del fundo es el peso de vellón y la correlación fenotípica que existe entre este carácter y el peso al nacimiento es de 0.12 en esta investigación, indirectamente a lo largo del tiempo se ha conseguido incrementar el peso al nacimiento conjuntamente con el peso de vellón y por ello los efectos de depresión consanguínea son casi imperceptibles.

5. CONCLUSIONES

1. La consanguinidad promedio en toda la población de alpacas es de 0.17%.
2. El incremento de la consanguinidad promedio por generación equivalente es de 0.23%.
3. El intervalo generacional en la población de alpacas es de 5.93 años, siendo mayor en machos que en hembras.
4. No existe un efecto significativo de la consanguinidad sobre el peso al nacimiento ($p=0.532$), pero si sobre el peso de vellón ($p=0.003$).
5. Por cada 1% de consanguinidad individual, el peso al nacimiento se reduce en 0.00418 Kg, con un $p>0.05$, el cual no representa un efecto significativo para la depresión consanguínea.
6. Por cada 1% de consanguinidad individual, el peso de vellón sucio se reduce en 0.01107 Kg con un $p<0.05$, teniendo un efecto significativo pero muy bajo para la depresión consanguínea.

6. LITERATURA CITADA

1. Addison J, Hart M. 2005. Spawning, copulation and inbreeding coefficients in marine invertebrates. *Biology Letters*. 1: 450 – 453.
2. Akhtar P, Khan M, Mohiuddin G, Abdullah. 2000. Effect of inbreeding on different performance traits of Hissardale sheep in Pakistan. *Pakistan Veterinary Journal*. 20 (4): 169 – 191.
3. Alsheikh S. 2005. Effect of inbreeding on birth and weaning weights and lamb mortality in a flock of egyptian barki sheep. En: XII Congreso ISAH. Varsovia: International Society for Animal Hygiene. (Vol. 1) p 187 – 191.
4. Ballou J. 1997. Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian. *Journal of Heredity*. 88: 169 – 178.
5. Bartlett J, Reece R, Lepard O. 1942. The influence of inbreeding on birth weight, rate of growth and type of dairy cattle. *Journal of Animal Science* 1: 206 – 212.
6. Bierne N, Tsitrone A, David P. 2000. An inbreeding model of associative overdominance during a population bottleneck. *Genetics*. 155: 1981 – 1990.
7. Bijma P, Van Arendonk J, Woolliams J. 2000a. A general procedure for predicting rates of inbreeding in populations undergoing mass selection. *Genetics*. 154: 1865 – 1877.
8. Bijma P, Woolliams J. 2000b. Prediction of rates inbreeding in populations selected on best linear unbiased prediction of breeding value. *Genetics*. 156: 361 – 373.
9. Bijma P, Van Arendonk J, Woolliams J. 2001. Predicting rates of inbreeding for livestock improvement schemes. *Journal of Animal Science*. 79: 840 – 853.

10. Borg R, Notter D, Kott R. 2009. Phenotype and genetic associations between lamb growth traits and adult ewe body weights in western range sheep. *Journal of Animal Science*. 87: 3506 – 3514.
11. Bradford G, Burfening P, Cartwright T. 1989. Evaluation of production and reproduction of sheep, goat and alpaca genotypes in the small ruminant collaborative research support program. *Journal of Animal Science*. 67: 3058 – 3067.
12. Brekke P, Bennett P, Wang J, Pettorelli N, Ewen J. 2010. Sensitive males: inbreeding depression in an endangered bird. *Proceedings of the Royal Society*. 277: 3677 – 3684.
13. Brown A, Hosken D, Balloux F, Bickley L, Le Page G, Owen S, Hetheridge M, Tyler C. 2009. Genetic variation, inbreeding and chemical exposure – combined effects in wildlife and critical considerations for ecotoxicology. *Philosophical Transactions of The Royal Society*. 364: 3377 – 3390.
14. Burris M, Blunn C. 1952. Some factors affecting gestation length and birth weight of beef cattle. *Journal of Animal Science*. 11: 34 – 41.
15. Bustinza A, Burfening P, Blackwell R. 1988. Factors affecting survival in young alpacas (*Lama pacos*). *Journal of Animal Science*. 66: 1139 – 1143.
16. Bustinza, V. 2001. La alpaca, conocimiento del gran potencial andino. 1^{ra} Edición. Oficina de Recursos del Aprendizaje – Sección publicaciones – UNA. Puno. 494 p.
17. Butcher R, Dunbar R, Welch J. 1964. Heritabilities and correlations between lamb birth weight and 140 day weight. *Journal of Animal Science*. 23: 12 – 15.

18. Caballero A, Santiago E, Toro M. 1996. Systems of mating to reduce inbreeding in selected populations. *Journal of Animal Science*. 62: 431-442.
19. Cañón J, Gutiérrez JP, Dunner S, Goyache F, Vallejo M. 1994. Herdbook analyses of the Asturiana beef cattle breeds. *Genet. Sel. Evol.* 26: 65 – 75.
20. Calboli F, Sampson J, Fretwell N, Balding J. 2008. Population structure and inbreeding from pedigree analysis of purebred dogs. *Genetics*. 179: 593 – 601.
21. Carrillo J, Siewerdt F. 2010. Consequences of long-term inbreeding accumulation on preweaning traits in a closed nucleus Angus herd. *Journal of Animal Science*. 88: 87 – 95.
22. Casellas J, Vidal-Roqueta D, Flores E, Casellas-Vidal D, Llachvila M, Salgas-Fina R, Casellas-Molas P. 2012. Epistasis for founder-specific inbreeding depression in rabbits. *Journal of Heredity*. 102 (2): 157 – 164.
23. CENAGRO, 2012. Lima. Ministerio de Agricultura. IV Censo Nacional Agropecuario [internet]. Disponible en: <http://censos.inei.gob.pe/cenagro/tabulados/>
24. Cervantes I, Goyache F, Molina A, Valera M y Gutiérrez JP. 2008. Application of individual increase in inbreeding to estimate realized effective sizes from real pedigrees. *Journal of Animal Breedings and Genetics*. 125: 301 – 310.
25. Cervantes I, Perez-Cabal M, Morante R, Burgos A, Salgado C, Nieto B, Goyache F, Gutiérrez JP. 2009. Genetic parameters and relationship between fibre and type traits in peruvian alpacas. *Small Ruminant Research*. 88: 6 – 11.

26. Cervantes I, Goyache F, Molina A, Valera M, Gutiérrez JP. 2011. Estimation of effective population size from the rate of coancestry in pedigreed populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 128: 56 – 63.
27. Charlesworth D. 2003. Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations. *Philosophical Transactions of The Royal Society*. 358: 1051 – 1070.
28. Cleveland M, Blackburn H, Enns R, Garrick D. 2005. Changes in inbreeding of U.S. Herefords during the twentieth century. *Journal of Animal Science* 83: 992 – 1001.
29. Colleau JJ. 2002. An indirect approach to the extensive calculation of relationship coefficients. *Genet. Sel. Evol.* 34: 409–421.
30. Cordero A, Contreras J, Mayhua P, Jurado M, Castrejon M. 2011. Correlaciones fenotípicas entre características productivas en alpacas Huacaya. *Revista de investigaciones veterinaria de Perú*. 22(1): 15 – 21.
31. Crow J. 2010. Anecdotal, historical and critical commentaries on genetics. Wright and Fisher on inbreeding and random drift. *Genetics*. 184: 609 – 611.
32. Culbertson, Mabry J, Misztal I, Bertrand J. 1997. Effects of inbreeding and outbreeding in purebred Hampshire and Durco swine. *The Professional Animal Scientist*. 13: 194 – 197.
33. Curik I, Zechner P, Solkner J, Archmann R, Bodo I, Dovc P, Kavar T, Marti E, Brem G. 2003. Inbreeding, microsatellite heterozygosity, and morphological traits in Lipizzan horses. *Journal of Heredity*. 94 (2): 125 – 132.

34. Curie-Cohen M. 1982. Estimates of inbreeding in a natural population: A comparison of sampling properties. *Genetics* 100: 339 – 358.
35. Dale V, Swartz HA, Massey J. 1993. Inbreeding: Its meaning, uses and effects on farm animals. Agricultural Publication G02911. University of Missouri, Missouri. Disponible en: <http://extension.missouri.edu/p/G2911>
36. Danchin-Burge C, Palhière I, Francois D, Bibé B, Leroy G, Verrier E. 2010. Pedigree analysis of seven French populations and implications for the management of rare breeds. *Journal of Animal Science*. 88: 505 – 516.
37. Davis M, Brinks J. 1983. Selection and concurrent inbreeding in simulated beef herds. *Journal of Animal Science*. 56: 40 – 51.
38. Davis M, Simmen R. 2010. Estimates of inbreeding depression for serum insulin-like growth factor I concentrations, body weight and body weight gains in Angus beef cattle divergently selected for serum insulin-like growth factor I concentration. *Journal of Animal Science*. 88: 552 – 561.
39. Ercanbrack S, Knight A. 1991. Effects of inbreeding on reproduction and wool production of Rambouillet, Targhee and Columbia ewes. *Journal of Animal Science*. 69: 4734 – 4744.
40. Falconer D, Mackay T. 1996. Introducción a la genética cuantitativa. 4^{ta} ed. Madrid: Acribia. 468 p.
41. FAO, 1998. En boletín: Secondary guidelines for the management of small population in risk. FAO publications N° 23, Rome.

42. Fernández-Baca S. 1991. Avances y perspectivas del conocimiento de los Camélidos Sudamericanos. 1ra ed. Santiago de Chile: Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. 429 p
43. Fernandez A, Rodrigáñez J, Toro M, Rodriguez M, Silió L. 2002. Inbreeding effects on the parameters of the growth function in three strains of Iberian pigs. *Journal of Animal Science*. 80: 2267 – 2275.
44. Fredrickson R, Siminski P, Woolf M, Hedrick P. 2007. Genetic rescue and inbreeding depression in Mexican wolves. *Proceedings of the Royal Society*. 274: 2365 – 2371.
45. Frère C, Krützen M, Kopps A, Ward P, Mann J, Sherwin W. 2010. Inbreeding tolerance and fitness costs in wild bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B*. 277: 2667 – 2673.
46. García W, Leyva V. 2007. Índices genéticos estimados para peso corporal en llamas. *Revista de Investigaciones Veterinaria de Perú*. 18 (1): 11 – 17.
47. Gilbert R, Gaskins C, Hillers J, Brinks J, Denhan A. 1988. Inbreeding and immunoglobulin G, concentrations in cattle. *Journal of Animal Science*. 66: 2490 – 2497.
48. Gómez M, Valera M, Molina A, Gutiérrez J, Goyache F. 2009. Assessment of inbreeding depression for body measurements in Spanish purebred (Andalusian) horses. *Journal of Livestock Science*. 122: 149 – 155.

49. Gonzales-Recio, O.; López de Maturana, E. y Gutiérrez, J. 2007. Inbreeding depression on female fertility and calving ease in Spanish dairy cattle. *Journal of Dairy Science*. 90: 5744 – 5752.
50. Goyache F, Gutiérrez J, Fernandez I, Gomez E, Alvarez I, Diez J, Royo L. 2003. Using pedigree information to monitor genetic variability of endangered populations: The Xalda sheep breed of Asturias as an Example. *Journal of Animal Breedings and Genetics*. 120: 95 – 105.
51. Gutiérrez JP, Altarriba J, Díaz C, Quintanilla R, Cañon, J, Piedrafito J. 2003. Pedigree analysis of eight Spanish beef cattle breeds. *Journal of Genetics Selection and Evolution*. 35: 43 – 63.
52. Gutiérrez JP, Goyache F. 2005. A note on ENDOG: A computer program for analysing pedigree information. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 122: 172 – 176.
53. Gutiérrez JP, Fernández I, Alvarez I, Royo L, Goyache F. 2005a. Sire x contemporary growth traits in the *Asturiana de los Valles* beef cattle breed. *Journal of Livestock Science*. 99: 61 – 68.
54. Gutiérrez JP, Marmi J, Goyache F y Jordana J. 2005b. Pedigree information reveals moderate to high levels of inbreeding and a weak population structure in the endangered Catalanian donkey breed. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 122: 378 – 386.
55. Gutiérrez JP, Cervantes I, Molina A, Valera M, Goyache F. 2008. Individual increase in inbreeding allows estimating effective sizes from pedigrees. *Journal of Genetics and Evolution*. 40: 359 – 378.

56. Gutiérrez JP, Cervantes I, Goyache F. 2009a. Improving the estimation of realized effective population sizes in farm animals. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 126: 327 – 332.
57. Gutiérrez JP, Goyache F, Burgos A, Cervantes I. 2009b. Genetic analysis of six production traits in Peruvian alpacas. *Journal of Livestock Science*. 123: 193-197.
58. Halverson M, Skelly D, Caccone A. 2006. Inbreeding linked to amphibian survival in the wild but not in the laboratory. *Journal of Heredity*. 97(5): 499 – 507.
59. Hendrick P. 2007. Virgin birth, genetic variation and inbreeding. *Biology Letters*. 3: 715 – 716.
60. Holand O, Askim K, Roed K, Weladji R, Gjostein H, Nieminen M. 2007. No evidence of inbreeding avoidance in a polygynous ungulate: the reindeer (*Rangifer tarandus*). *Biology Letters*. 3: 36 – 39.
61. Kaeuffer R, Reale D, Pontier D, Chapuis J, Coltman D. 2008. Local effects of inbreeding on embryo number and consequences for genetic diversity in Kerguelen mouflon. *Biology Letters*. 4: 504 – 507.
62. Keller LF. 1998. Inbreeding and its fitness effects in an insular population of song sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution* 52: 240 – 250.
63. Keller M, Visscher J, Goddard M. 2011. Quantification of inbreeding due to distant ancestors and its detection using dense single nucleotide polymorphism data. *Genetics*. 189: 237 – 249.

64. Kim HS, Cheng K, Ritland C, Ritland K, Silversides F. 2007. Inbreeding in Japanese Quail estimated by pedigree and microsatellite analysis. *Journal of Heredity*. 98 (4): 378 – 381.
65. Kinghorn B, Kinghorn S. 2010. Pedigree Viewer version 6.4d. Disponible en: [http:// www.personal.une.edu.au/~bkinghor/](http://www.personal.une.edu.au/~bkinghor/)
66. König S, Tsehay F, Sitzenstock F, Von Borstel U, Schmutz M, Preisinger R, Simianer H. 2010. Evaluation of inbreeding in laying hens by applying optimum genetic contribution and gene flow theory. *Poultry Science* 89: 658 – 667.
67. Kuehn L, Notter D, Lewis M. 2008. Assessing genetic gain, inbreeding and bias attributable to different flock genetic means in alternative sheep sire referencing schemes. *Journal of Animal Science*. 86: 526 – 535.
68. Lacy R, Horner B. 1996. Effects of inbreeding on skeletal development of *Rattus villosissimus*. *Journal of Heredity*. 87: 277 – 287.
69. Lamberson W, Thomas D, Rowe K. 1982. The effects of inbreeding in a flock of Hampshire sheep. *Journal of Animal Science*. 55: 780 – 786.
70. León-Velarde C, Guerrero J. 2001. Improving quantity and quality of alpaca fiber; using a simulation model for breeding strategies. En: *Proceedings SAAD III. The Third International Symposium Approaches for Agricultural Development*, Lima. 9 p.
71. Leymaster K, Swiger, L. 1981. Selection for increased leanness of Yorkshire swine. III. Inbreeding effects on secondary traits. *Journal of Animal Science*. 53: 620 – 628.

72. Li M-H, Strandén I, Kantanen J. 2009. Genetic diversity and pedigree of the Finsheep breed. *Journal of Animal Science*. 87: 1598 – 1605.
73. Liberg O, Andrén H, Pedersen H, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Akesson M, Bensch S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biology Letters* 1: 17 – 20.
74. Liu E, Zhang Q, McMillan L, Pardo-Manuel de Villena F, Wang W. 2010. Efficient genome ancestry inference in complex pedigrees with inbreeding. *Bioinformatics*. 26: 199 – 207.
75. Luís C, Cothran E, Oom M. 2007. Inbreeding and genetic structure in endangered Sorraia horse breed: Implications for its conservation and management. *Journal of Heredity*. 98 (3): 232 – 237.
76. Lynch M. 1988. Design and analysis of experiments on random drift and inbreeding depression. *Genetics*. 120: 791 – 807.
77. Márquez G, Speidel S, Enns R, Garrick D. 2010. Genetic diversity and population structure of American Red Angus cattle. *Journal of Animal Science*. 88: 59 – 68.
78. Marshall T, Coltman D, Pemberton J, Slate J, Spalton J, Guinness F, Smith J, Pilkington G, Clutton-Brock T. 2002. Estimating the prevalence of inbreeding from incomplete pedigree. *Proceedings of the Royal Society B*. 269: 1533 – 1539.
79. McCurley J, Butts W, Bovard K. 1984. Growth patterns of Angus, Hereford and Shorthorn cattle. I. Comparison of inbred and noninbred lines, changes in patterns

- over time and effects of level of inbreeding and reproductive performance. *Journal of Animal Science*. 59: 1194 – 1204.
80. McGregor B, Buttler K. 2004. Sources of variation in fibre diameter attributes of Australian alpacas and implications for fleece evaluation and animal selection. *Australian Journal of Agricultural Research*. 55: 433 – 442.
81. McNeil M, Dearbon D, Cundiff L. 1989. Effects of inbreeding and heterosis in Hereford females on fertility, calf survival and preweaning growth. *Journal of Animal Science*. 67: 895 – 901.
82. McNeil M, Urick J, Snelling W. 1998. Comparison of selection by independent culling levels for below-average birth weight and high yearling weight mass selection for high yearling weight in line 1 Hereford cattle. *Journal of Animal Science*. 76: 458 – 467.
83. McParland S, Kearney F, Rath M, Berry D. 2007. Inbreeding trends and pedigree analysis of Irish dairy and beef cattle populations. *Journal of Animal Science*. 85: 322 – 331.
84. McParland S, Kearney J, McHugh D, Berry D. 2008. Inbreeding effects on postweaning production traits, conformation and calving performance in Irish beef cattle. *Journal of Animal Science*. 86: 3338 – 3347.
85. Meuwissen T y Luo Z. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetic Selection Evolution* 24: 305 – 313.

86. Michalczyk L, Martin O, Millard A, Emerson B, Gage J. 2010. Inbreeding depresses sperm competitiveness, but not fertilization or mating success in male *Tribolium castaneum*. *Proceedings of The Royal Society B*. 277: 3483 – 3491.
87. Miglior F, Burnside E, Hogenboken W. 1994. Heterogeneity among families of Holstein cattle in inbreeding depression for production traits. En: 5th Congreso WCGALP. World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, Guelph, Ontario. Vol. 16: 479 – 482.
88. Morante R, Goyache F, Burgos A, Cervantes I, Perez-Cabal M, Gutiérrez JP. 2009. Genetic improvement for alpaca fibre production in the peruvian altiplano: The Pacamarca experience. En: Bulletin Animal Genetic Resources Information, FAO. 45: 37 - 43.
89. Moreno A, Salgado C, Piqueras P, Gutiérrez J, Toro M, Ibañez-Escriche N, Nieto B. 2011. Restricting inbreeding while maintaining selection response for weight gain in *Mus musculus*. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 128: 276 – 283.
90. Muasya T, Githinji M, Mugambi J, Ilatsia E. 2006. Effect of inbreeding on growth performance of dual purpose goats in semi-arid Kenya. *Proceedings of Kenya Agricultural Research Institute. 10th Bienal Scientific and Agricultural Forum*. Nairobi, Kenya. 4 p.
91. Mumtaz G, Tamin H, Kanaan M, Khawaja M, Khogali M, Wakin G, Yunis K. 2007. Effect of consanguinity on birth weight for gestational age in a developing country. *American Journal of Epidemiology*. 165: 742 – 752.
92. Notter D. 1999. The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. *Journal of Animal Science*. 77: 61 – 69.

93. Norberg E, Sorensen A. 2007. Inbreeding trend and inbreeding depression in the Danish populations of Texel, Shropshire and Oxford Down. *Journal of Animal Science*. 85: 299 – 304.
94. Oldenbroek K. 2007. Utilisation and conservation of farm animal genetic resources. 1st Edition. Wageningen: Wageningen Academic Publishers. 233 p.
95. Panetto J, Gutiérrez JP, Ferraz J, Cunha D, Golden B. 2010. Assessment of inbreeding depression in a Guzerat dairy herd: Effects of individual increase in inbreeding coefficients on production and reproduction. *Journal of Dairy Science*. 93: 4902 – 4912.
96. Paredes-Peralta M, Moraga A, Analla M, Machaca J, Muñoz A. 2011. Genetic parameters and fixed effects estimation for fibre traits in Alpaca Huacaya (*Lama pacos*). *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 10 (11): 1484 – 1487.
97. Perez-Cabal M, Cervantes I, Morante R, Burgos A, Goyache F, Gutiérrez JP. 2010. Analysis of the existence of major genes affecting alpaca fiber traits. *Journal of Animal Science*. 88: 3783 – 3788.
98. Philips R, Dawson W. 1937. The relation of type and time of birth and birth weight of lambs to their survival, growth and suitability for breeding. *Journal of Animal Science*. 1937: 296 – 306.
99. Quinton M, Smith C, Goddard E. 1992. Comparisson of selection methods at the same level of inbreeding. *Journal of Animal Science*. 70: 1060 – 1067.

100. Quispe E, Flores A, Alfonso L, Galindo A. 2007. Algunos aspectos de la fibra y peso vivo de las alpacas Huacaya de color blanco en la región Huancavelica. En: Memorias: 30 Reunión APPA. Cusco. Asociación Peruana de Producción Animal.
101. Ralls K and Ballou J. 1982. Effect of inbreeding on juvenile mortality in some small mammal species. *Laboratory Animals*. 16: 159 – 166.
102. Rao P, Inbaraj S. 1980. Inbreeding effects on fetal growth and development. *Journal of Medical Genetics*. 17: 27 – 33.
103. Rathje, T. 2000. Strategies to manage inbreeding accumulation in swine breeding company nucleus herds: Some case studies. *Journal of Animal Science*. 79: 1 – 8.
104. Reid J, Arcese P, Keller L, Elliott K, Sampson L, Hasselquist D. 2007. Inbreeding effects on immune response in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*). *Proceedings of the Royal Society*. 274: 697 – 706.
105. Richard M, Losdat, S, Locomte J, De Fraipont M, Clobert J. 2009. Optimal level of inbreeding in the common lizard. *Proceedings of Royal Society Biological Sciences B*. 276: 2779-2786.
106. Ruiz-Lopez M, Evenson D, Espeso G, Gomendio M, Roldan E. 2010. High levels of DNA fragmentation in spermatozoa are associated with inbreeding and poor sperm quality in endangered ungulates. *Biology of Reproduction*. 83: 332 – 338.
107. Sánchez L, Toro M, García C. 1999. Improving the efficiency of artificial selection: More selection pressure with less inbreeding. *Genetics*. 151: 1103 – 1114.

108. Sánchez L, Bijma P, Wooliams J. 2003. Minimizing inbreeding by managing genetic contributions across generations. *Genetics*. 164: 1589 – 1595.
109. Santana M, Oliveira P, Eler J, Gutiérrez J, Ferraz J. 2012. Pedigree analysis and inbreeding depression on growth traits in brazilian Marchigiana and Bonsmara breeds. *Journal of Animal Science*. 90: 99 – 108.
110. Schmid S. 2006. The value chain of alpaca fiber in Peru, an economic analysis. Tesis de Maestria, Zürich: Institut für Agrarwirtschaft, ETH. 126 p.
111. Simm G. 1998. Genetic Improvement of cattle and sheep. Primera Edición. Farming Press, Tonbridge, Reino Unido. 432 p.
112. Sevinga M, Vrijenhoek T, Hesselink J, Barkema W, Groen A. 2004. Effect of inbreeding on the incidence of retained placenta in Fresian horses. *Journal of Animal Science*. 82: 982 – 986.
113. Spike P. 2009. Applied animal breeding. Lab Exercises. Iowa State University Book Store. Iowa, Estados Unidos.
114. Van Buskirk J, Willi Y. 2006. The change in quantitative genetic variation with inbreeding. *Journal of Evolution*. 60 (12): 2428 – 2434.
115. Valera M, Molina A, Gutiérrez J, Gomez J, Goyache. 2005. Pedigree analysis in the Andalusian horse: population structure, genetic variability and influence of the Cartusian strain. *Livestock Production Science*. 95: 57 – 66.

116. Varona L, Misztal I, Bertrand J. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *Journal of Animal Science*. 77: 2003 – 2007.
117. Vilela J. 2014. Mejoramiento genético en animales domésticos. 1^{ra} edición. Lima: Editorial Macro. 106 p.
118. Whitlock M. 2002. Selection, load and inbreeding depression in a large metapopulation. *Genetics*. 160: 1191 – 1202.
119. Williams R, Bos D, Gopurenko D, DeWoody A. 2008. Amphibian malformations and inbreeding. *Biology Letters*. 4: 549 – 552.